VISIT…

LANZAROTE

Caliente.COM

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК



# БОТАНИКА
## КУРС АЛЬГОЛОГИИ И МИКОЛОГИИ



Серия

**КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК**

---

основана в 2002 году по инициативе ректора
МГУ им. М.В. Ломоносова
академика РАН В.А. Садовничего
и посвящена

**250-летию
Московского университета**



## КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК

**Редакционный совет серии**

Председатель совета
ректор Московского университета
В.А. Садовничий

**Члены совета:**

Виханский О.С., Голиченков А.К., Гусев М.В.,
Добреньков В.И., Донцов А.И.,
Засурский Я.Н., Зинченко Ю.П. (ответственный секретарь)
Камзолов А.И. (ответственный секретарь),
Карпов С.П., Касимов Н.С., Колесов В.П.,
Лободанов А.П., Лунин В.В., Лупанов О.Б., Мейер М.С.,
Миронов В.В. (заместитель председателя),
Михалев А.В., Моисеев Е.И., Пущаровский Д.Ю.,
Раевская О.В., Ремнева М.Л., Розов Н.Х.,
Салецкий А.М. (заместитель председателя),
Сурин А.В., Тер-Минасова С.Г.,
Ткачук В.А., Третьяков Ю.Д., Трухин В.И.,
Трофимов В.Т. (заместитель председателя),
Шоба С.А.




Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

# БОТАНИКА
## КУРС АЛЬГОЛОГИИ И МИКОЛОГИИ

**Под редакцией профессора Ю.Т. Дьякова**

*Допущено Учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию в качестве учебника для студентов, обучающихся по направлению 020200 «Биология» и биологическим специальностям*




Издательство
Московского университета
2007

УДК 582.2/.3
ББК 28.5
Б86

Издано при финансовой поддержке
Федерального агентства по печати и массовым коммуникациям
в рамках Федеральной целевой программы «Культура России»

Печатается по решению Ученого совета Московского университета

Рецензенты:
профессор *Д.Г. Звягинцев*,
доктор биологических наук *Л.В. Ильяш*

**Ботаника:** Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т. Дья-
Б86 кова. — М.: Изд-во МГУ, 2007. — 559 с. — (Классический университетский учебник).
ISBN 978-5-211-05336-6

Учебник создан на основе неоднократно переиздававшегося «Курса низших растений». В отличие от предыдущего в настоящее издание не включены разделы, посвященные описанию вирусов и бактерий, но добавлен новый раздел, в котором изложены правила ботанической таксономии и основы ботанической латыни. Системы отдельных групп организмов, традиционно относимых к «низшим растениям» (водоросли, грибы, лишайники, миксомицеты), претерпели значительные изменения, обусловленные использованием для их изучения современных методов биохимии, цитологии и молекулярной биологии, что нашло отражение в данной книге. Больше внимания уделено цитологии, физиологии, экологии и практическому использованию «низших растений». Набор описываемых видов и схема их описания остались без существенных изменений.

Для студентов университетов и педагогических институтов, будет также полезен студентам и аспирантам сельскохозяйственных, медицинских и ветеринарных вузов, а также всем, кто интересуется грибами, водорослями и лишайниками.

**УДК 582.2/.3**
**ББК 28.5**

ISBN 978-5-211-05336-6
© Издательство Московского университета, 2007
© МГУ им. М.В. Ломоносова, художественное оформление, 2007

# ПРЕДИСЛОВИЕ

*Уважаемый читатель!*

Вы открыли одну из замечательных книг, изданных в серии «Классический университетский учебник», посвященной 250-летию Московского университета. Серия включает свыше 150 учебников и учебных пособий, рекомендованных к изданию Учеными советами факультетов, редакционным советом серии и издаваемых к юбилею по решению Ученого совета МГУ.

Московский университет всегда славился своими профессорами и преподавателями, воспитавшими не одно поколение студентов, впоследствии внесших заметный вклад в развитие нашей страны, составивших гордость отечественной и мировой науки, культуры и образования.

Высокий уровень образования, которое дает Московский университет, в первую очередь обеспечивается высоким уровнем написанных выдающимися учеными и педагогами учебников и учебных пособий, в которых сочетаются как глубина, так и доступность излагаемого материала. В этих книгах аккумулируется бесценный опыт методики и методологии преподавания, который становится достоянием не только Московского университета, но и других университетов России и всего мира.

Издание серии «Классический университетский учебник» наглядно демонстрирует тот вклад, который вносит Московский университет в классическое университетское образование в нашей стране, и, несомненно, служит его развитию.

Решение этой благородной задачи было бы невозможным без активной помощи со стороны издательств, принявших участие в издании книг серии «Классический университетский учебник». Мы расцениваем это как поддержку ими позиции, которую занимает Московский университет в вопросах науки и образования. Это служит также свидетельством того, что 250-летний юбилей Московского университета — выдающееся событие в жизни всей нашей страны, мирового образовательного сообщества.

*Ректор Московского университета*
*академик РАН, профессор*

В. Садовничий

*В.А. Садовничий*

# ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРОВ

Первый базовый университетский учебник по низшим растениям «Курс низших растений» был выпущен в 1933 г. (авторы — сотрудники кафедры низших растений, а ныне — кафедры микологии и альгологии Московского университета Л.И. Курсанов, Н.А. Комарницкий и Б.К. Флеров). Эта книга выдержала два переиздания (1937 и 1945 гг.). В 1981 г. вышел учебник под тем же названием, редактором которого был М.В. Горленко, а авторами — коллектив преподавателей и сотрудников той же кафедры. Необходимость издания новой версии учебника (5-й по счету) вызвана двумя обстоятельствами. Во-первых, за четверть века, прошедшую после последнего издания, учебник стал библиографической редкостью и отсутствует во многих университетах страны, не только вновь открытых, но и традиционных. Во-вторых, за это время произошли кардинальные изменения во взглядах на систематику и филогению, которые привели к ревизии многих таксонов разного уровня, причем изменения в системе низших организмов оказались наиболее существенными. Сейчас стало просто невозможно готовить специалистов для работы на уровне современных задач, стоящих перед биологией, по старым учебникам.

В связи с вышесказанным был подготовлен новый университетский курс, написанный с учетом современных сведений из области микологии, альгологии, лихенологии и общебиологических дисциплин — физиологии, биохимии, цитологии, генетики, молекулярной биологии, экологии. Новые взгляды на таксоны, составляющие «низшие растения», сказались и в изменении названия учебника. Нововведением настоящего издания является и то, что систематическое изложение водорослей и грибов завершает небольшой, но очень важный раздел, посвященный грамматическим правилам написания латинских названий и диагнозов и основам Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Авторы книги — сотрудники кафедры микологии и альгологии биологического факультета Московского университета им. М.В. Ломоносова. Они много лет читают курсы лекций, посвященные объектам, о которых пишут в учебнике, ведут научные исследования в разных направлениях микологии, альгологии и лихенологии. Поэтому им присущи главные качества, необходимые для авторов хорошего учебника, — знание классической и современной

научной литературы, опыт ее подачи студентам и собственный взгляд на многие дискуссионные вопросы.

Разделы книги написаны докторами биологических наук профессорами Л.Л. Великановым, Л.В. Гарибовой, Ю.Т. Дьяковым, В.П. Прохоровым, И.И. Сидоровой; доктором биологических наук ведущим научным сотрудником А.Н. Камневым, доктором биологических наук старшим научным сотрудником Т.Ю. Толпышевой, кандидатами биологических наук доцентами Г.А. Беляковой и К.Л. Тарасовым. Общее редактирование книги осуществил Ю.Т. Дьяков.

Преемственность с последним изданием «Курса низших растений» выражена в том, что описание многих низших таксонов (родов и видов) сделано по схеме, принятой в нем. В частности, сохранены описания многих родов и видов водорослей, сделанные ушедшими из жизни Н.П. Горбуновой и Т.П. Сизовой, некоторые сведения об экологии водорослей, написанные Т.Ф. Коптяевой, взгляды М.В. Горленко на эволюцию мучнисторосяных и ржавчинных грибов.

Авторы благодарят профессора Д.Г. Звягинцева и доктора биологических наук Л.В. Ильяш за благожелательные официальные отзывы на рукопись и сделанные замечания.

Также выражаем благодарность Н.К. Тарасовой за техническую помощь.

# ВВЕДЕНИЕ

## Современная биологическая методология

Последний раз «Курс низших растений» издавался более 20 лет назад. За это время в биологии произошли кардинальные методологические и идейные изменения, которые не могли не затронуть и объектов, изучаемых в настоящем курсе.

Во-первых, электронный микроскоп и другие приборы для тонкого изучения клетки, представлявшие во времена выхода последнего издания учебника «новейшие методы исследования», вошли в арсенал стандартного лабораторного оборудования, значительно усовершенствовались и позволили обнаружить в клетках и на их поверхности такие детали, о существовании которых ранее не подозревали и которые оказали существенное влияние на выделение комплекса таксономически значимых признаков.

Во-вторых, систематики стали использовать для построения эволюционных деревьев методы *кладистики*, в которых на смену интуитивного сравнительного анализа таксономически значимых признаков пришли математические методы определения предковых и производных форм, расчета мест ветвления дерева и длины его ветвей.

В-третьих, анализ первичных и вторичных метаболитов сравниваемых организмов сменился анализом кодирующих молекул — ДНК и РНК. Возникла принципиально новая наука — *геномика*, которая произвела переворот в основных принципах биологической методологии. Если ее организмы, различающиеся фенотипическими признаками (природные варианты или искусственно полученные мутанты), скрещивали и по результатам гибридологического анализа картировали на хромосомах ген, контролирующий признак, т.е. путь исследования был направлен от признака к кодирующему его гену, то теперь стало возможно по структуре гена установить кодируемый им продукт. Сведения об этих продуктах собираются в банках генов, так что любой исследователь может через Интернет получить информацию о функциях продуктов того или иного гена, т.е. путь исследователя теперь направлен от гена к признаку.

Соединение геномики и кладистики привело к возникновению новой науки — *геносистематики*. Ее цель — исследование генов изучаемых организмов и построе-

ние по сравнительным данным статистически достоверных эволюционных деревьев. Такие деревья называют *филогенетическими*, так как они указывают на признаки сходства групп организмов, обусловленные не параллельными адаптациями (сходством фенотипов), а филогенетическим родством (сходством генотипов).

Первичную процедуру геносистематики составляет определение последовательности пар азотистых оснований (нуклеотидов) ДНК — секвенирование. Для целей геносистематики никто не секвенирует весь геном сравниваемых организмов, ибо, во-первых, это очень длительная и дорогостоящая процедура, а во-вторых, число генов у сравниваемых организмов может сильно различаться и стать источником ошибок при построении деревьев. Вследствие этого секвенируют одни и те же гены, присутствующие у сравниваемых организмов, а показателями степени сходства или различия служат число и положение замен нуклеотидов, вызванных мутациями или иными генетическими процессами. Соединение палеонтологических данных с молекулярными исследованиями позволяет установить примерные промежутки времени между фиксацией двух спонтанных мутаций. Это дает возможность накладывать молекулярные деревья на временну́ю сетку истории Земли (геологических эпох) и определять время возникновения (отхождения) тех или иных таксонов.

Для филогенетических построений используют гены, которые есть у всех сравниваемых организмов. Наиболее популярны гены рибосомальной РНК (rib-гены), т.е. участки ДНК, на матрицах которых синтезируются молекулы рибосомальных РНК. Поскольку рибосомальный (матричный) синтез белка присущ всему живому, рибосомы (и гены, контролирующие их синтез) есть как у про-, так и у эукариот. Рибосома состоит из малой и большой субъединиц, образованных разными молекулами РНК. Прокариоты имеют 5S и 23S РНК в большой субъединице (S — константа седиментации, показатель скорости осаждения молекулы при ультрацентрифугировании) и 16S РНК — в малой. Большинство эукариот имеют 5S, 8S и 28S РНК в большой субъединице и 18S РНК в малой; растения — 25S РНК в большой и 16S РНК в малой. Соответственно рибосомальные гены (рДНК) представляют собой отрезки ДНК, кодирующие разные молекулы РНК и разделенные внутригенными спейсерными участками, не образующими рибосомальной РНК (ITS — intragenic transcribed spacer). Рибосомальные гены расположены на хромосоме в виде повторяющихся групп (тандемно), разделенных межгенными спейсерами (IGS — intergenic spacer).

Рибосомы выполняют важнейшую внутриклеточную функцию — синтез белка, поэтому кодирующие их гены высококонсервативны, ибо большинство мутаций приводят к губительным для клетки последствиям (летальны). Фиксируется (передается потомству) лишь ограниченное число мутаций, поэтому филогенетические деревья, построенные по сравнению рДНК, при наложении на геологические эпохи оказываются растянутыми (между каждой заменой протекают длительные промежутки времени). Следовательно, сравнение структуры рДНК позволяет изучать события, происходившие десятки и сотни миллионов лет назад, и строить макрофилогении (царства, отделы, классы, порядки). Внутри- и межгенные спейсеры не участвуют в построении рибосом (не транскри-

бируются или вырезаются после транскрипции), и в них может фиксироваться значительно больше мутаций, присутствие которых не будет сказываться на жизнеспособности организма. В связи с этим деревья, построенные по сравнению спейсерных участков rib-генов и наложенные на временну́ю сетку, будут, наоборот, сжаты, что позволяет изучать события, произошедшие относительно недавно (миллионы и тысячи лет назад), и строить мезо- или микрофилогении (на уровне семейств, родов, видов).

Несмотря на то что большинство современных филогений построено на основании сравнения различных участков рДНК, всегда есть сомнения в правомочности столь серьезных выводов на основании сопоставления лишь одного гена из тысяч, составляющих геном. Поэтому многие исследователи сопоставляют изучаемые объекты не только по рибосомальным, но и по другим генам, для того чтобы построить разные деревья и выявить их соответствие друг другу (конгруэнтность) или, наоборот, соединить информацию, полученную секвенированием нескольких генов, и построить единое дерево. Чаще других используют следующие гены.

1. *Гены, контролирующие синтез белков тубулинов* (*tub-гены*), из которых построены микротрубочки. Последние формируют митотическое веретено, входят в состав жгутиков эукариот, центриолей, цитоскелета, т.е. присутствуют у всех эукариотных организмов. Конфигурация молекул тубулинов и, следовательно, первичная структура у разных организмов не одинакова, то есть мутации кодирующих генов фиксируются достаточно часто, поэтому по их сравнению строят как макро-, так и микрофилогенетические деревья.

2. *Гены, контролирующие синтез рибулезо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы* (рубиско) — фермента, связывающего углекислоту на начальном этапе фотосинтеза. Этот фермент есть у всех организмов, имеющих оксигенный фотосинтез, — от цианобактерий до высших растений — и считается самым распространенным в природе белком. Секвенирование кодирующих его генов часто используют для построения филогений фототрофных организмов.

## Критерии, используемые для группировки организмов

Итак, какие же изменения внесли новые методы и методологии в группу, называемую «низшие растения»? В прошлом издании учебника к низшим растениям были отнесены вирусы; бактерии, разнесенные по двум разделам: большинство — в специально отведенный для них раздел, часть (цианобактерии) — в раздел «Водоросли»; водоросли; миксомицеты; грибы и лишайники, т.е. конгломерат организмов, не рассматриваемых ботаниками и зоологами. Уже тогда было ясно, что это сборная группа, которая требует внутренней группировки и присутствие отдельных членов которой внутри единого университетского курса нуждается в обосновании. Группировку какого-либо множества организмов можно проводить по разным критериям. Назовем важнейшие из них.

***Филогенетический критерий.*** Организмы объединяются на основе общности происхождения, которое сейчас устанавливают главным образом описанными выше методами геносистематики. По этому критерию к низшим растениям из всего многообразия, представленного в предыдущем издании, можно отнести

только зеленые водоросли, образующие вместе с высшими растениями единую филу (царство), а остальные организмы формируют другие филы, родство которых с растениями отсутствует или неясно.

***Структурно-морфологический критерий.*** Согласно этому критерию вирусы — неклеточные представители биоты, лишенные основных присущих всем клеткам компонентов — двух типов нуклеиновой кислоты, белоксинтезирующего аппарата и ферментов энергетического обмена — и способные только к облигатно-паразитическому существованию внутри клеток хозяина. Вирусы — предмет науки вирусологии, и среди низших растений им, конечно, нет места.

Клеточные организмы по структуре компонентов клетки разделяют на про- и эукариоты. Более древние прокариоты (бактерии и археи) не имеют покрытых мембранами ядер и других органелл (митохондрий, хлоропластов); объединения ДНК и белков в хромосомах; митоза как способа разделения удвоившегося генома; жгутиков, построенных из покрытой мембраной системы микротрубочек; истинного полового процесса. Большинство бактерий к растениям отношения не имеет и изучается микробиологами, а не ботаниками. Однако клетки одной группы, которую микробиологи называют цианобактериями, а ботаники — сине-зелеными водорослями, в незапамятные докембрийские времена были поглощены эукариотными клетками и превратились во внутриклеточные органеллы — хлоропласты, обеспечившие им фотосинтез (создание органических соединений из углекислого газа и воды). Поскольку хлоропласты есть у всех растений, как низших (водорослей), так и высших, цианобактерии в отличие от других прокариот имеют генетические связи с линией растительных организмов. Как образно заметил известный микробиолог Г.А. Заварзин, растения в конечном счете представляют собой оболочку, с помощью которой цианобактерии возносятся над поверхностью земли ближе к солнечному свету.

Наконец, эукариоты разделяют на одноклеточные, многоклеточные и тканевые. Большинство низших эукариот, включая «низшие растения», не имеют листостебельного плана строения и представляют собой *талломные* (слоевищные) одно- и многоклеточные организмы.

***Эколого-трофический критерий.*** По типу питания все организмы разделяют на *автотрофные* и *гетеротрофные*. Первые способны синтезировать органические вещества из неорганических с помощью *хемосинтеза* или *фотосинтеза*. Вторые в качестве источников энергии должны использовать готовые органические вещества из окружающей среды. Хемосинтетики встречаются только среди прокариот. Фотосинтетики с оксигенным типом фотосинтеза (использование воды в качестве донора водорода и выделение кислорода в процессе фотосинтеза) — это прокариотные цианобактерии и эукариоты, имеющие хлоропласты (растения в широком смысле слова). В свою очередь эукариотические гетеротрофы также разделяют на две группы — *осмотрофы*, всасывающие органические вещества всем телом (грибы), и *зоотрофы*, заглатывающие другие организмы или их части всем телом в мембранные пузырьки (пиноцитозом) или с помощью специального органа — глотки.

Таким образом, на основании эколого-трофического критерия мы имеем три большие группы организмов: растения (фототрофы с оксигенным фотосинтезом), животные (зоотрофы) и грибы (осмотрофы). Тогда к низшим растениям, по определению известного альголога Ф. Фрича, надо относить организмы

с оксигенным фотосинтезом и их бесцветные производные (вторично потерявшие фотосинтез), не достигшие уровня морфологической организации архегониальных растений (листостебельного плана строения), т.е. не только зеленые, но и другие водоросли, филогенетически не связанные с ними.

Как очевидно, ни по одному из приведенных критериев отнесение к низшим растениям грибов и миксомицетов не правомочно и является лишь данью университетских традиций, сложившихся в XIX в. В связи с этим при очередном издании учебника оказалось невозможным сохранить старое его название.

Надо отметить, что эколого-трофический критерий, хорошо разделяющий высших представителей растений, животных и грибов, часто перестает разделять низших их представителей, большинство из которых и является предметом дальнейшего изложения. Например, одноклеточная водоросль эвглена имеет хлоропласты и питается с помощью фотосинтеза. Однако в среде, богатой азотом, она переходит на смешанное (миксотрофное) питание и может наряду с фотосинтезом всасывать органические вещества (как грибы) и даже заглатывать мелкие частицы (подобно животным). В таких условиях эвглена часто теряет хлоропласты и превращается из растения в животное. Многие беспозвоночные животные (инфузории, коралловые полипы и др.) в природных условиях всегда живут с находящимися внутри их тела водорослями (зоохлореллы, зооксантеллы) и питаются как путем заглатывания пищи, так и продуктами фотосинтеза, производимыми эндосимбиотическими водорослями, которые заменяют им хлоропласты. Более того, по приведенному выше определению Фрича, к водорослям следует относить и организмы, вторично утратившие хлоропласты (и среди высших цветковых растений есть паразиты, утратившие хлоропласты за ненадобностью). Но тогда к низшим растениям (водорослям) следует отнести многих паразитических простейших (малярийный плазмодий, паразитирующая в кишечнике амёба и др.), у которых обнаружили структурные остатки хлоропластов и некоторые ферменты, обслуживающие фотосинтез (ранее они были фотосинтетиками, но утратили это свойство в связи с паразитическим образом жизни). Как тут не вспомнить прозорливое замечание К.А. Тимирязева, сделанное более 100 лет назад, о том, что «нет ни растения, ни животного, а есть один нераздельный органический мир. Растение и животное — только средние величины, только типические представления, которые мы слагаем, отвлекаясь от известных признаков организмов, придавая исключительное значение одним, пренебрегая другими».

## Структура отдельных групп

Очертив границы объектов, рассмотрим в целом структуры больших групп организмов, описываемых в данном учебнике.

### ВОДОРОСЛИ

Вопросы происхождения и эволюции эукариотных водорослей нельзя обсуждать без учета положений теории эндосимбиотического происхождения эукариотных клеток, согласно которой митохондрии и хлоропласты произошли от ранее свободно живущих клеток прокариот.

Итак, первичная эукариотная водоросль возникла в результате поглощения какими-то бесцветными одноклеточными эукариотными организмами прокариот, осуществляющих оксигенный фотосинтез, которые превратились в хлоропласт. Отсюда возникает вопрос: как строить макросистемы водорослей — по строению клетки хозяина или по хлоропластам, т.е. по симбионтам?

Долгое время альгологи в качестве фундаментальных признаков рассматривали пигменты хлоропластов, придавая тем самым решающее значение симбионтам. На этом основании выделяли три линии эволюции: Rhodophyta (красные, родофиты), Chlorophyta (зеленые, хлорофиты) и Chromophyta (желто-бурые, хромофиты). Первые содержат в хлоропластах пигменты хлорофилл *a* и фикобилипротеины, вторые — хлорофиллы *a* и *b*, третьи — хлорофиллы *a* и *c*. Хлоропласты этих трех групп водорослей отличаются также по составу других пигментов (каротиноидов) и ультраструктуре. Кроме признаков хлоропластов у этих линий имеются и некоторые другие общие черты: по-видимому, клетки родофит, лишенные жгутиков, произошли от амёбообразных простейших; хромофиты с двумя неодинаковыми по строению жгутиками — от гетероконтных (разножгутиковых) зоофлагеллят, а хлорофиты с двумя одинаковыми жгутиками — от изоконтных (равножгутиковых). Внутри групп, принимаемых как царства, дробление таксонов на отделы шло по строению жгутиков, клеточных покровов, составу запасных углеводов, жизненным циклам и т.д.

Однако против признания пигментов основополагающими признаками при построении макросистемы водорослей накапливается все больше возражений, а именно: 1) криптофитовые водоросли (из линии хромофитовых) содержат хлорофиллы *a* и *c* и фикобилипротеины; 2) некоторые зеленые водоросли (*Mantoniella* из класса Prasinophyceae) имеют хлорофилл *c*; 3) найдены динофлагелляты (из линии хромофит), имеющие хлорофилл *b*; 4) филогении, построенные на основании сравнения рибосомальных генов, однозначно свидетельствуют о монофилетическом происхождении хлоропластов водорослей от цианобактерий.

В связи с этим в основу макросистемы водорослей следует все-таки ставить признаки клетки-хозяина. Однако положение осложняется тем, что многие таксоны водорослей произошли вследствие не только первичных, но и вторичных эндосимбиозов между еще одной бесцветной флагеллятой и эукариотной водорослевой клеткой, также превратившейся в хлоропласт. Поэтому для эволюционных построений важно выделить первично- (как исходные) и вторично-симбиотические таксоны (как производные). Здесь опять встает вопрос: по каким структурам строить системы — по клетке-хозяину или по симбиотическим эукариотным водорослям? Вопрос важен еще и потому, что в отличие от хлоропластов первичных симбионтов, которые, как было сказано, монофилетичны, хлоропласты вторичных симбионтов произошли от разных водорослей. У первичных эндосимбиотических водорослей хлоропласт имеет две оболочки (мембраны): первая — остатки собственной оболочки эндосимбиотической цианобактерии, вторая — измененный эндоцитозный мембранный пузырек, в котором симбионт транспортировался в клетку хозяина. Основные признаки вторичных симбиозов: 1) три или чаще четыре оболочки хлоропластов, образованные оболочками хлоропласта симбионта, плазмалеммой симбионта, эндоцитозной мембраной хозяина; наружная оболочка вследствие общности происхождения может сли-

ваться с эндоплазматической сетью хозяйской клетки; 2) наличие в некоторых группах редуцированного ядра симбионта — *нуклеоморфы*; 3) наличие в клетке нескольких хлоропластов и двух ядер с разной ультраструктурой (хозяйские и симбионтные).

Первичные симбионты, хлоропласт которых покрыт только двумя оболочками (цитоплазматическая мембрана эндосимбионта и эндоцитозная мембрана хозяина), составляют три отдела (или, скорее, царства): Rhodophyta, Chlorophyta и Glaucocystophyta. Последняя группа включает небольшое число недостаточно изученных видов, а от двух первых путем эндосимбиоза произошли хлоропласты большинства современных водорослей. По данным молекулярной филогении, одноклеточная красная водоросль дала начало хлоропластам большинства хромофитовых, имеющих хлорофилл *c*, а зеленая водоросль — эвгленам и зеленым амёбам (Chlorarachniophyta).

На основании изучения ультраструктуры клеток и построения молекулярных филогений по ядерным рибосомальным генам наиболее крупной ревизии подверглась группа желто-буроокрашенных водорослей (имеющих хлорофилл *c*), которая оказалась не монофилетичной, а была распределена по нескольким филам (царствам). Самостоятельные филы образуют криптофитовые, динофитовые водоросли, а также гаптофиты, которые ранее относили к золотистым водорослям.

Бурые, диатомовые, желтозеленые, золотистые водоросли объединены в один отдел — Ochrophyta, их статус понижен до классов. Большие изменения претерпела группа золотистых водорослей: они были подразделены на несколько классов. Отдел Ochrophyta помещен в царство или надотдел Stramenopila, общей чертой которого являются трубчатые трехчастные (состоящие из трех участков) веточки (мастигонемы) на одном из двух гетероморфных жгутиков и трубчатые кристы митохондрий.

Эвгленовые водоросли выделены в самостоятельное царство вместе с простейшими животными трипаносомами и некоторыми миксомицетами.

Зеленые и красные водоросли (первичные эндосимбионты) сохранили статус самостоятельных фил, но их система также претерпела сильную ревизию по сравнению с системой, приведенной в предыдущем издании, о чем подробно рассказано в соответствующем разделе учебника.

## ГРИБЫ

По определению американского ботаника Р. Уиттейкера, к грибам следует относить гетеротрофные эукариотные организмы с осмотрофным питанием. С особенностями питания связаны характерные черты строения, образа жизни и химических свойств грибов.

1. Наиболее распространенной формой вегетативного тела грибов (таллома) является *мицелий*, или грибница. Это многократно ветвящиеся нити (*гифы*), которые пронизывают субстрат, будь то почва, ткань растения или навозная куча. Такое строение оптимально для всасывания из субстрата питательных веществ всем телом.

2. Большинство органических веществ в субстрате находится в форме биополимеров — полисахаридов, белков и крупных молекул других веществ, неспособных проникать через клеточную мембрану. Гифы грибов, выделяя в окружающую среду активные ферменты *деполимеразы*, разрушают полимеры до способных транспортироваться в клетку моно- или олигомеров.

3. Клетки грибов развивают огромное, несопоставимое с клетками других эукариотных организмов тургорное давление, позволяющее им, как насосу, всасывать из окружающей среды растворенные в воде питательные вещества.

4. Поскольку все вегетативное тело погружено в субстрат, у многих грибов возникают проблемы с распространением спор. Поэтому большинство грибов формируют споры на специальных спороносцах, поднимающихся над субстратом. То, что в просторечье называют «грибами», является их спороносящими органами.

Такие морфологические и эколого-трофические особенности присущи большой группе организмов, которые в предыдущем издании учебника рассматривались в качестве классов единого отдела «Грибы». Однако уже в то время было известно, что некоторые грибы (классы Hypochytriomycetes и Oomycetes) имеют кардинальные отличия в ультраструктуре жгутиков и митохондрий, химическом составе и других свойствах от остальных грибов. По перечисленным признакам они имели больше сходства с гетероконтными (разножгутиковыми) желто-бурокрашенными водорослями, чем с другими грибами. Эти различия были подтверждены молекулярными филогениями. Показано, что большинство грибов имеет монофилетическое (от одного корня) происхождение и формирует самостоятельное царство Eumycota. Классы Hypochytriomycetes, Oomycetes и сетчатые слизевики, относимые ранее к миксомицетам (класс Labyrinthulomycetes), имеют общее происхождение с отделом Ochrophyta и образуют вместе с ним самостоятельное царство Stramenopila. Долгое время господствовало представление, что оомицеты — ветвь гетероконтных водорослей (на основании морфологических аналогий их относили к желтозеленым), потерявшая хлоропласты. Многие соображения, в том числе и те, которые основаны на данных молекулярной филогении, показывают, что эти организмы составляют ветвь страменопил, отклонившуюся до того, как зоофлагеллятный предок приобрел в качестве хлоропласта одноклеточную красную водоросль.

В связи с вышесказанным многие микологи вообще не рекомендуют называть оомицеты и родственные им группы «грибами», предлагая такие названия, как «псевдогрибы», «грибоподобные организмы» и т.п. В предлагаемом учебнике они рассматриваются не среди грибов, как в предыдущем издании, а отдельно, предваряя разбор филогенетически единого царства Eumycota.

Что касается «истинных грибов», то изменения их системы, произошедшие в последние годы, подробно рассмотрены в соответствующем разделе. Здесь лишь сделаем два замечания: 1) поскольку статус грибов поднят с отдела до царства, отдельные классы в данном пособии рассматриваются как отделы; 2) с позиций филогении класс Deuteromycetes (несовершенные грибы), в который объединяли сумчатые (главным образом) грибы, вторично утратившие половое спороношение, упраздняется, ибо входящие в него организмы полифилетичны (произошли

от разных предков). Рассмотрение дейтеромицетов как отдельной группы в данном руководстве, хотя и с оговорками, вызвано многообразием этих грибов и той важной ролью, которую они играют в природе и хозяйственной деятельности.

## ЛИШАЙНИКИ

Лишайник представляет собой симбиотический организм, в котором клетки водоросли оплетены гифами гриба. Такой симбиоз обусловил специфические особенности морфологии, физиологии, биохимии и образа жизни лишайников, представляющих собой четко отграниченную в морфологическом и физиологическом отношении группу, которую изучают специалисты именно по этой группе — лихенологи. Однако лишайники — полифилетическая группа, ибо их тело образовано грибами и водорослями из разных отделов и классов. Тело лишайника образовано грибным талломом, а водоросли находятся обычно внутри него, поэтому в современных системах лишайники разбросаны по тем группам грибов, которые входят в их состав. В данном учебнике лишайники рассматриваются отдельно по высказанным выше соображениям относительно своеобразия их строения и образа жизни.

## МИКСОМИЦЕТЫ

Миксомицеты, или слизевики, имеют одноклеточный амёбоидный или многоклеточный плазмоидный таллом, не покрытый плотной оболочкой и способный к амёбообразным движениям. Для них характерно миксотрофное (смешанное) питание — путем всасывания растворенных питательных веществ (как грибы) и заглатывания мелких бактериальных и дрожжевых клеток в пиноцитозный пузырек (как животные). На этом основании знаменитый немецкий ботаник и миколог А. де Бари назвал их Mycetozoa (грибоживотные). Согласно современным филогениям, большинство миксомицетов образует самостоятельное царство, примыкающее к амёбам, но есть группа (акразиевые), объединенная в одно царство с эвгленами.

---

Итак, мы рассмотрели с разных позиций особенности тех групп организмов, которые включены в «Курс альгологии и микологии». Как видно, эти организмы выходят за рамки водорослей и грибов в узком понимании этих терминов (*sensu stricta*). Они образуют большое число самостоятельно эволюционирующих групп (царств), причем у разных исследователей (по-разному понимающих объем отдельных царств) это число неодинаково. В табл. 1 приведены те царства, в которые входят рассматриваемые в учебнике организмы. В основу таблицы положена система, рассматриваемая в книгах О.Г. Кусакина и А.Л. Дроздова «Филема органического мира», с рядом модификаций, касающихся главным образом группы хромофитовых (в системе Кусакина и Дроздова — гетероконтных), которые, исходя из предложенного выше принципа брать за основу классификации хозяйскую, а не эндосимбиотическую клетку, разделены на три царства.

Таблица отчетливо показывает, что водоросли и грибы в широком смысле слова (*sensu lato*) — понятия не филогенетические, ибо могут находиться не только в разных, но и в общих (одних и тех же) филах, которые могут объединять практически все эколого-трофические группы организмов — растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы. Это, с одной стороны, свидетельствует о единстве живой природы, а с другой — усложняет принципы изложения материала в учебнике, где в целях оптимального восприятия нужны четкие разделительные признаки, которых, к сожалению, в природе нет.

*Таблица 1*

**Мегасистема организмов, изучаемых в курсе альгологии и микологии**

| Царство | Отдел | Трофическая группа |
|---|---|---|
| Прокариоты | | |
| Gracilicutobiontes | Cyanophycota | Водоросли |
| Эукариоты | | |
| Euglenobiontes | Euglenophycota<br>Acrasiophyles | Водоросли<br>Миксомицеты |
| Myxobiontes | Dictyosteliophyles<br>Myxogasteroides<br>Plasmodiophorophyles | Миксомицеты<br>Миксомицеты<br>Миксомицеты |
| Rhodobiontes | Rhodophycota | Водоросли |
| Alveolobiontes | Dinophycota | Водоросли |
| Cryptobiontes | Cryptomonadophycota | Водоросли |
| Primnesiabiontes | Primnesiophycota<br>(Haptophycota) | Водоросли |
| Stramenopiles | Labyrinthulomycota<br>Oomycota<br>Ochrophycota | Миксомицеты<br>Грибы<br>Водоросли |
| Chlorobiontes | Prasinophycota<br>Chlorophycota<br>Streptophycota | Водоросли<br>Водоросли<br>Водоросли, высшие растения |
| Mycobiontes | Chytridiomycota<br>Zygomycota<br>Dikariomycota | Грибы<br>Грибы<br>Грибы |

## Грибы и водоросли как важная составная часть биоты

Организмы, традиционно называемые «низшими растениями», являются важной составной частью биоты и неразрывно соединены многочисленными связями с другими организмами. Их изучение имеет огромное значение для многих разделов теоретической и прикладной биологии, важнейшие из которых следующие.

■ Как было сказано, эти организмы входят в состав многих независимых эволюционных линий, различающихся не только происхождением, но и ультраструктурой, обменом веществ, образом жизни. «Низшие растения» — это полигон, на котором природа методом «проб и ошибок» создавала оптимальные конструкции, оказавшиеся способными стать доминирующими на суше и в море. В связи с этим их сравнительное изучение (молекулярно-биологическое, цитологическое, морфологическое, биохимическое) имеет огромное значение для понимания ранних и средних этапов эволюции биоты.

■ Изучение «низших растений» очень важно для решения одной из центральных задач современной биологии — «инвентаризации» биологического разнообразия. Согласно определению, принятому Международной конвенцией по биоразнообразию в Рио-де-Жанейро, «биологическое разнообразие означает вариабельность живых организмов из всех источников, включая среди прочего наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем». Если инвентаризация высших эукариот (высших растений и позвоночных животных) близка к завершению, то оценка разнообразия ряда групп низших организмов находится лишь на начальной стадии. Предполагается, что описана только небольшая часть обитающих в морях грибов и «псевдогрибов», диатомовых и гаптофитовых водорослей. Огромное число неописанных видов грибов обитает в тропических лесах на листьях растений, существует в качестве паразитов и симбионтов насекомых и других беспозвоночных животных. Кроме того, в последние годы было установлено экспериментальными методами, что многие грибы, описанные как один вид на основании морфологического сходства, на самом деле включают множество (до десяти и более) биологических нескрещивающихся видов-двойников, различающихся многими физиологическими параметрами.

■ «Низшие растения» вносят огромный вклад в глобальную экологию, в частности в миграцию углерода. Морские водоросли — важнейший продуцент органического вещества в океане, на запасах которого существует вся пищевая пирамида вплоть до крупных рыб и китообразных. С учетом вклада в фотосинтез пикопланктона (мелких одноклеточных цианобактерий и эукариотных водорослей) продукция связанного углерода в Мировом океане превышает продуктивность наземных растений. Мелкие одноклеточные морские водоросли, покрытые известковыми пластинками, — гаптофитовые, в последние 150 млн лет вносили главный вклад в связывание углерода углекислого газа кальцием и образование осадков известняка, покрывающих половину поверхности дна океана (треть всей поверхности Земли). Наземные грибы, наоборот, как важнейшие редуценты разлагают органические полимеры и освобождают из них углерод вплоть до углекислого газа. Огромные запасы связанного углерода накапливаются в древесине в виде очень стойких полимеров — целлюлозы и лигнина. Грибы (особенно трутовые) — единственные организмы на Земле, обладающие ферментами, способными разрушить лигноцеллюлозный комплекс. Не будь их, лес был бы до макушек деревьев покрыт мертвыми ветками. Не менее важную роль играют грибы в миграции органических веществ в почве и создании почвенного гумуса. Через тело грибов проходит $^2/_3$ запасенного органического углерода нашей планеты.

■ Многие «низшие растения», особенно грибы, наносят огромный урон народному хозяйству и угрожают здоровью населения. Они вызывают наиболее разрушительные эпидемии растений. Ржавчина хлебных злаков, фитофтороз картофеля, ожог листьев риса, корневые гнили и другие болезни растений часто приводили и приводят к гибели урожая на огромных площадях. Поскольку многие грибы образуют токсические метаболиты, зараженная ими пища становится причиной массовых отравлений людей и скота. Дерматофиты, разлагающие белок кератин, который входит в состав покровных тканей (кожи, ногтей, волос), вызывают поверхностные микозы у диких и домашних животных и людей.

В последние годы участились случаи гораздо более опасных — внутренних — глубоких микозов человека, часто приводящих к смертельному исходу. Наличие у грибов разнообразных ферментов позволило им освоить новые техногенные субстраты: заменители кожи, полимеры, кинопленки, стекло, бумагу, строительные материалы. Повреждение промышленных изделий наносит огромный материальный ущерб, а при разрушении грибами произведений искусства — картин, древних рукописей, исторических зданий — потери вообще невосполнимы. Мероприятия по защите всех этих разнообразных живых и техногенных объектов невозможны без детального изучения вредных грибов, их физиологии и молекулярных основ взаимоотношений паразитов с их хозяевами.

■ Благодаря продукции разнообразных биологически активных соединений грибы и водоросли с древних времен являются объектами пристального внимания биотехнологии. Так, первым промышленным микроорганизмом, используемым человечеством, были грибы — дрожжи, давшие людям важнейшие продукты — хлеб и вино. Антибиотики и другие лекарственные препараты, ферменты, витамины, органические кислоты, пищевые добавки, съедобные грибы и морские водоросли — вот далеко не полный перечень их биотехнологического использования. В связи с этим огромную роль играет практически только начатое изучение биоресурсов грибов и водорослей, т.е. генетических ресурсов организмов и популяций, имеющих фактическую или потенциальную ценность для человечества. Можно ли было предположить еще 20 лет назад, что многие древоразрушающие грибы окажутся источником замечательных лекарственных препаратов — противораковых, иммуностимулирующих и др.?

■ Будучи простейшими эукариотами, «низшие растения» стали излюбленной моделью экспериментальной биологии. Клеточный миксомицет *Dictyostelium* и зеленая водоросль *Acetabularia*— замечательные объекты для изучения биологии развития; дрожжи — первый эукариотный организм, у которого секвенирован весь геном и сделано много замечательных открытий, оказавших влияние на развитие молекулярной и клеточной биологии у всех организмов, вплоть до человека; зеленая водоросль *Chlamydomonas* широко используется в работах по изучению молекулярной биологии хлоропластов; исследования генетической рекомбинации у сумчатых грибов заложили основы для создания молекулярной теории рекомбинации. Но для изучения молекулярной биологии, генетики и биохимии этих и других объектов надо хорошо знать их биологию, а также уметь выбрать из разнообразия видов наиболее адекватный для решения новой экспериментальной задачи. Подходы к такой деятельности дает предлагаемый читателю «Курс альгологии и микологии».

# ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

**Определение.** С эколого-трофической точки зрения к грибам относят гетеротрофные эукариоты с исключительно осмотрофным типом питания, вегетативное тело которых обычно погружено в субстрат, а на поверхность субстрата выдвигаются спороносные органы. У многих грибов (***макромицетов***) они крупные и хорошо заметные — это, например, поднимающиеся над почвой плодовые тела шляпочных грибов или вырастающие на дереве трутовики. Другие грибы (***микромицеты***) имеют мелкие органы спороношения, строение которых можно рассмотреть только под микроскопом. При массовом развитии они образуют цветные налеты в виде плесеней на различных субстратах.

Филогенетические построения показывают, что экоморфа «грибы» не является однородной монофилетической группой, а разделяется на две филы (царства). Большая часть, названная «истинными грибами» (эумицеты), монофилетична и составляет царство Грибы (Fungi), которое разделяют на четыре отдела — Chytridiomicota, Zygomycota и два отдела — сумчатые (аскомицеты) и базидиальные грибы из надотдела Dikaryomycota. Меньшая часть, названная «грибоподобными организмами» (псевдомицеты), входит наряду с некоторыми водорослями в состав царства Stramenopila, группируясь в два отдела — Oomycota (оомицеты) и Labyrinthulomycota (сетчатые слизевики).

### Грибной таллом

Морфологическая классификация позволяет выделить три типа талломов, присущие большинству грибов: амёбоидный (плазмодиальный), мицелиальный и дрожжеподобный.

**Амёбоидный таллом.** Представляет собой лишенную клеточной стенки одноядерную клетку. Кроме цитоплазматической мембраны клетка защищена лишь уплотненным периферическим белковым слоем — ***перипластом***. Многоядерный таллом такого типа называют плазмодиальным. Для закрепления в субстрате и питания таллом, находящийся на поверхности (***экстраматрикальный***) или внутри

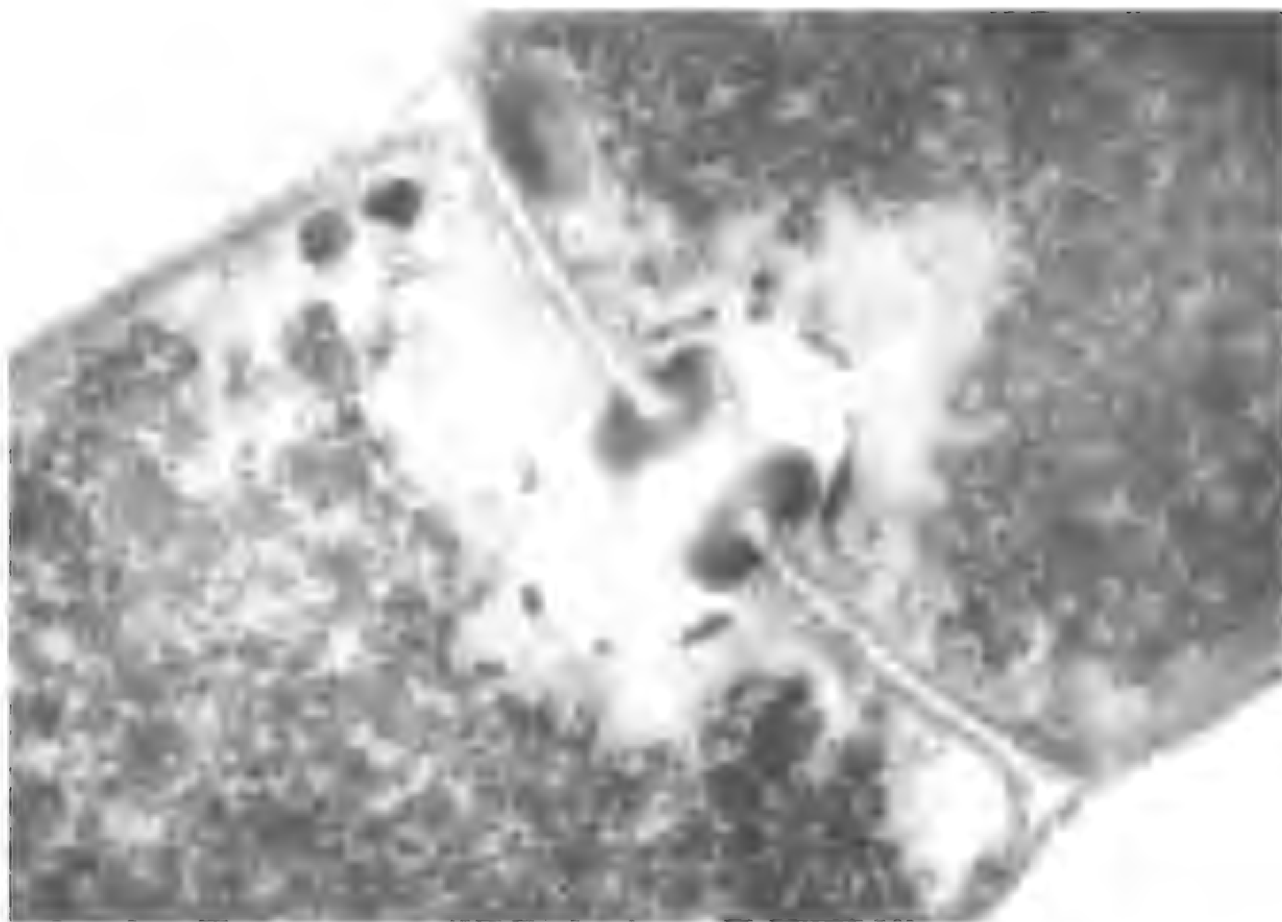


**Рис. 177.** Долипоровая септа с перфорированной парентосомой базидиомицета *Agaricus bisporus* (шампиньон) (фото О.В. Камзолкиной)

(***интраматрикальный***) субстрата, может образовывать корнеподобные выросты — ***ризомицелий***. Если ризомицелий отсутствует или лишен ядер, то таллом представлен одной амёбоидной клеткой и называется ***моноцентрическим***. У некоторых грибов ризомицелий удлинен, в него переходят ядра, и он образует в некоторых местах расширения, образуя другие амёбоидные клетки с ядрами (***полицентрический*** таллом). У примитивных видов моноцентрический таллом при переходе к спороношению целиком превращается в спорангий (***холокарпический*** таллом). У грибов с ***эукарпическим*** талломом из амёбоидной клетки формируется несколько спорангиев или они образуются в нескольких клетках полицентрического таллома.

**Мицелиальный таллом.** Это покрытые клеточной стенкой разветвленные нити, разделенные внутренними перегородками на фрагменты (клеточный мицелий) или не фрагментированные (неклеточный мицелий). Перегородки образуются врастанием клеточных покровов (клеточной стенки и мембраны) от периферии к центру (подобно диафрагме микроскопа или оптического фотоаппарата). Они обычно не замкнуты, в середине остается просвет, через который из одной клетки в другую могут мигрировать питательные вещества и некоторые органеллы, включая ядра. В клетках многих сумчатых грибов находятся включения углеводной или белковой природы (пробки, тельца Воронина), которые могут закупоривать отверстие в септе и останавливать межклеточные обмены. Как правило, пора одна, но встречаются септы, перфорированные многими порами наподобие сита. Септы с ***простой порой*** могут постепенно утончаться к центру или иметь одинаковую толщину. ***Долипоровая септа***, характерная для базидиомицетов, имеет трубчатое расширение у поры и прикрыта перфорированным мембранным колпачком — ***парентосомой*** (рис. 177). Через такую пору миграция клеточных органелл невозможна, хотя на отдельных стадиях жизненного цикла происходит растворение парентосом и появляется возможность межклеточных обменов органеллами.

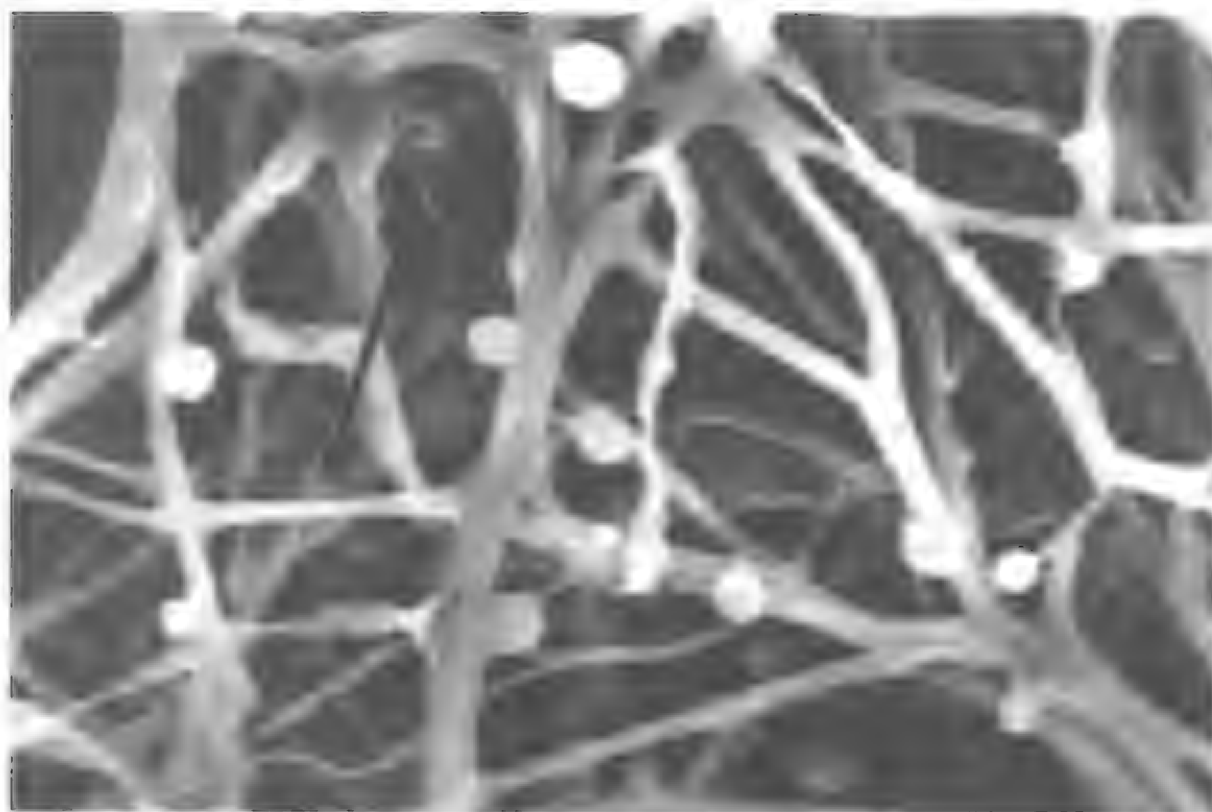


**Рис. 178.** Мицелий вешенки (*Pleurotus ostreatus*) с многочисленными анастомозами (один анастомоз обозначен стрелкой) (фото О.В. Камзолкиной и М.В. Козловой)

Гифы имеют верхушечный рост, причем растет не только верхушка первичной гифы, но и веточки, поэтому в зрелом мицелии гифы настолько густо переплетены, что бывает невозможно определить, где первичная гифа, а где веточки. Картину усложняют многочисленные ***анастомозы*** (слияния) боковых веточек друг с другом (рис. 178). Анастомозы придают прочность мицелиальной структуре. Диаметр гиф обычно не бывает меньше 1 мкм и больше 30 мкм (в среднем около 10 мкм). Тем не менее у некоторых представителей рода *Achlya* гифы могут достигать ширины 1000 мкм (т.е. 1 мм!). Гифы, составляющие мицелий, могут быть примерно одинакового диаметра, но могут сильно различаться (как стволы и ветви деревьев). Именно из мицелия (за редчайшими исключениями) формируются многочисленные структуры грибов, в том числе и плодовые тела, в обиходе называемые «грибами».

**Видоизменения мицелия** обусловлены адаптациями к условиям жизни, ибо мицелий несет не только функции, обеспечивающие питание, но и выживание в окружающем мире. Все видоизменения можно свести к обеспечению двух функций — вегетативной и пропагативной. Вторая функция будет рассмотрена в последующих разделах, а здесь остановимся на первой. Вегетативная функция может быть разделена на обеспечение выживания (покоящиеся структуры), поддержание целостности мицелия в пространстве (проводящие и поддерживающие структуры), заражение и питание в теле хозяина (инфекционные структуры). Конечно, такое деление, как и всякая другая биологическая классификация, условно, ибо многие грибные структуры полифункциональны. Например, зиготические (т.е. пропагативные, а не вегетативные) структуры многих грибов покрыты толстыми оболочками и несут функцию выживания, а вегетативные хламидоспоры наряду с функцией выживания обеспечивают размножение.

■ Среди ***покоящихся структур*** рассмотрим склероции и хламидоспоры. ***Склероции*** представляют собой тесное переплетение гиф (ложная ткань — плектенхима),

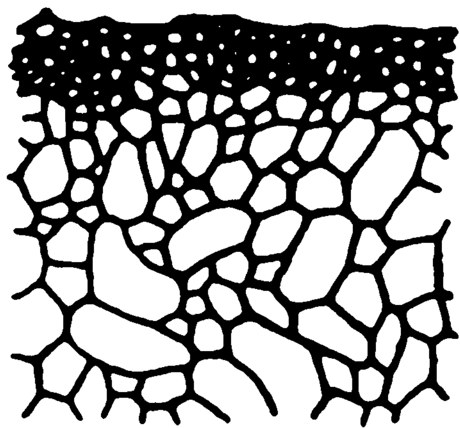


**Рис. 179.** Разрез склероция

образующее комочек размером от нескольких десятков микрометров до нескольких сантиметров. По анатомическому строению склероции разделяют на истинные и ложные. У первых на поперечном разрезе можно увидеть два слоя: узкий — ко́ровый и широкий — сердцевинный (рис. 179). Ко́ровый слой образован очень плотным сплетением мелких гиф с толстыми оболочками, пропитанными темным пигментом меланином, который придает клеткам особую прочность. Внутренний слой представлен рыхлым сплетением крупных гиф с тонкими оболочками и запасом питательных веществ (каплями жира и др.). Он служит для питания проростков склероция. Ложные склероции не имеют внутренней слоистости. Все их клетки одинаковые и содержат питательные вещества и меланин в оболочке. Склероции могут быть образованы только грибными гифами или же в их образовании принимают участие ткани зараженного хозяина, которые мумифицируются. Таковы, например, мумифицированные, черные с поверхности (вследствие отложения меланина) яблоки, зараженные возбудителем плодовой гнили *Monilia cinerea*, или гусеницы, зараженные грибами из рода *Cordyceps*.

При образовании ***хламидоспор*** отдельные клетки мицелия покрываются толстыми, часто меланизированными оболочками и обособляются. Хламидоспоры, одиночные или соединенные в цепочки, могут образоваться интеркалярно (из внутренних клеток мицелия) и терминально (из конечных клеток). Они могут быть различными по форме и размерам.

- ***Проводящие и поддерживающие структуры*** характерны для древоразрушающих базидиомицетов, мицелий которых часто распространяется на очень большие расстояния вдоль дерева (иногда на десятки метров). Для обеспечения единства таллома на таком большом протяжении отдельные гифы срастаются боковыми сторонами, образуя пучки — ***синнемы***. Крупные, прочные, видимые невооруженным глазом синнемы называют ***тяжами*** или ***шнурами***. Центральные гифы в таких шнурах могут функционировать как проводящая ткань, обеспечивая транспорт воды и питательных веществ. У осеннего опенка (*Armillaria mellea*) оболочки наружных клеток разветвленных тяжей меланизированы, вследствие чего они становятся очень прочными и темноокрашенными (похожими на проволоку). Такие «гибриды» тяжей и склероциев называют ***ризоморфами***. Они способны распространяться не только по зараженному стволу дерева, но и в почве и заражать корни расположенных вблизи здоровых деревьев.
- ***Инфекционные структуры*** предназначены для заражения растений или животных и питания за их счет. Паразиты растений часто образуют на поверхности расширение кончика гифы ***апрессорий***, который плотно прилегает к кутикуле за счет выделяемых наружу гидрофобных белков ***гидрофобинов***, служащих «вакуумной смазкой». На участке оболочки апрессория, не соприкасающемся с кутикулой, откладывается меланин, а в растение из апрессория выделяются гидролитические ферменты, разрушающие кутикулу и клеточную стенку растения. Под действием высокого тургорного давления и ферментов в оболочке растения образуется отверстие, через которое прорастает внутрь инфекционная гифа, преобразующаяся в питательный орган — ***гаусторий***. При росте гаустория плазма-

лемма хозяйской клетки не разрушается, а вдавливается (инвагинируется), вследствие чего зараженная клетка не погибает, а некоторое время снабжает гаусторий питательными веществами и обеспечивает внутритканевый (межклеточный) рост гиф паразита. По форме гаустории бывают простыми и разветвленными (рис. 180).

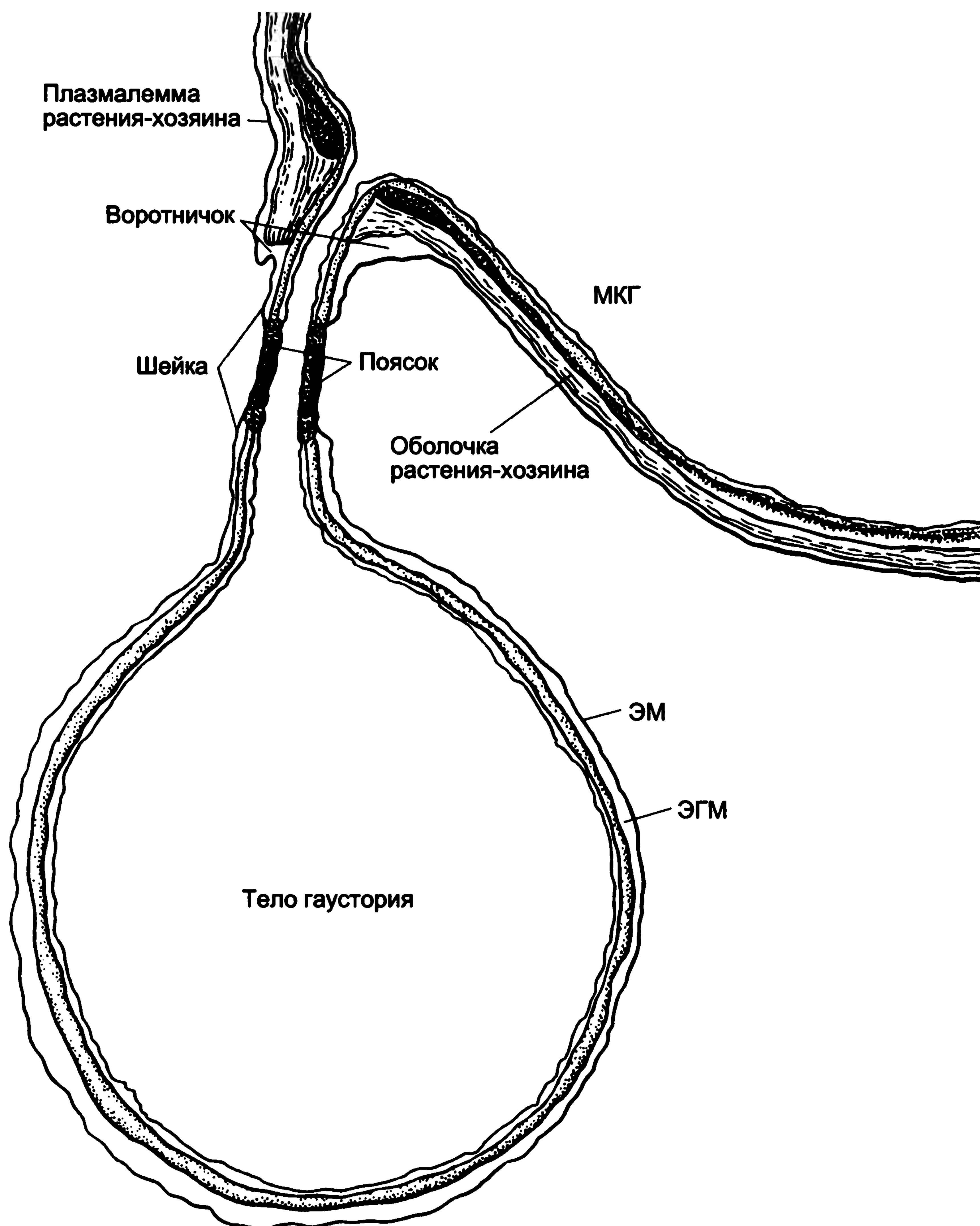



**Рис. 180.** Гаусторий возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы *Puccinia graminis* в клетке зараженного растения (Л.Н. Андреев, Ю.М. Плотникова, 1989).

МКГ — материнская клетка гаустория (инфекционная гифа гриба); ЭМ — экстрагаусториальная мембрана (продолжение плазмалеммы растительной клетки, окружающее гаусторий); ЭГМ — экстрагаусториальный матрикс (пространство между ЭМ и клеточной стенкой гаустория)

Интересны по своему строению ***ловчие гифы*** хищных грибов, питающихся мелкими почвенными и водными нематодами, амёбами, ракообразными и другими беспозвоночными животными. Ловчие гифы могут представлять собой различного рода кольца, петли, сети, клейкие нити, стреляющие «гарпуны», которые образуются в ответ на присутствие определенных веществ потенциальной жертвы и сжимаются или выстреливают при механическом соприкосновении с ней.

- *Ложные ткани.* Настоящие ткани, возникающие в результате деления клеток в разных направлениях, образуют немногие грибы, в частности лабульбениевые аскомицеты. Однако мицелий может формировать ложные ткани (плектенхимы), из которых, в частности, построены плодовые тела. На поверхности ризоморф, шляпок плодовых тел, склероциев образуется кроющая «ткань»; у некоторых трутовых грибов сильно развиты механические элементы, а млечные ходы некоторых видов шляпочных грибов, таких, как виды рода *Lactarius* (рыжики, грузди, волнушки), можно рассматривать как подобие проводящих тканей. В особенностях морфогенеза сложно устроенных плодовых тел различных грибов — макромицетов — также большую роль играют гидрофобины, обеспечивающие слипание соседних гиф.

**Дрожжеподобный почкующийся таллом** представляет собой отдельные клетки, покрытые стенкой, или распадающиеся короткие цепочки клеток (***псевдомицелий***), которые образуются вследствие нерасхождения материнских и дочерних клеток. Большинство дрожжей размножаются ***почкованием***, при котором новая клетка образуется не вследствие врастания клеточной стенки внутрь клетки, как у мицелиальных грибов, а локальным вздутием оболочки (***почка***), в которое переходят разделившееся ядро и другие органеллы. Существует также небольшое число «делящихся дрожжей», у которых клетки делятся врастанием оболочки.

## Химический состав и метаболизм грибов

Все метаболиты условно разделяют на ***первичные*** и ***вторичные***. Первичные метаболиты необходимы для роста организма и незаменимы. Это — нуклеиновые кислоты, белки, углеводы, коферменты, липиды и др. Из них построены клеточные органеллы — ядра, митохондрии, рибосомы, клеточная стенка и мембранные структуры. Их отложения клетка использует в качестве источников питания и энергии. Вторичные метаболиты необходимы для адаптации организма к условиям жизни. Они могут встречаться у одних видов и отсутствовать у других. В отличие от первичных, вторичные метаболиты — это, как правило, низкомолекулярные соединения.

### БЕЛКИ

Структурные белки входят в состав клеточной стенки, мембранных структур, хромосом, из них построены элементы цитоскелета — микротрубочки и микрофиламенты. Ферментные белки обеспечивают все внутриклеточные процессы и взаимодействие с окружающей средой (подробнее см. раздел о питании грибов, с. 272).

## УГЛЕВОДЫ

**Структурные углеводы** составляют основу клеточной стенки грибов. По химическому составу их можно разделить на три группы: полимеры глюкозы, полимеры других моносахаридов и полимеры углеводов, ковалентно связанные с пептидами (гликопротеины).

Полимеры глюкозы — это глюканы, хитины и целлюлоза. ***Глюканы*** представляют собой линейные или разветвленные цепочки молекул глюкозы, соединенные α- или β-связями. Они составляют наружный слой клеточной стенки большинства грибов. В молекулах ***хитина*** глюкозные остатки соединены с аминогруппами (аминированы), к которым в свою очередь присоединены остатки уксусной кислоты (ацетилированы). Длинную неразветвленную β-1,4-цепь из *n*-го числа таких модифицированных молекул глюкозы (N-ацетил-глюкозоамина) называют хитином (рис. 181, *2*). Его цепочки составляют внутренний слой грибной клеточной стенки и придают ей жесткость, ригидность, заменяя целлюлозу, которая у большинства грибов отсутствует. Степень ацетилирования молекул глюкозы в хитинах из разных организмов может быть различной. Деацетилированный хитин получил название ***хитозана***. Он встречается лишь у некоторых грибов. Наконец, ***целлюлоза*** представляет собой пучок линейных молекул α-1,4-глюкана (рис. 181, *1*), которые соединены друг с другом многочисленными водородными связями, делающими молекулу очень прочной. Молекулы глюкозы, сшитые друг с другом разветвленными молекулами других полисахаридов, составляют прочный каркас клеточной стенки. Целлюлоза обнаружена у всех исследованных оомицетов; она составляет около 10% массы клеточной стенки. Долгое время считали, что у истинных грибов целлюлоза отсутствует, но сейчас показано ее наличие в стенке некоторых аскомицетов (род *Ophiostoma*).

Полимеры других моносахаров (маннозы, галактозы и др.), называемые у высших растений гемицеллюлозой, встречаются не во всех группах грибов. Особенно много полимеров маннозы (***маннанов***) в клеточных стенках дрожжей. По-видимому, такой состав стенки лучше, чем глюкановый, обеспечивает почкование.

Наконец, в клеточных стенках грибов, как и растений, содержится много полисахаридов, соединенных с белковыми молекулами (пептидоглюканы, маннанопротеины и др.). Они формируют срединный слой многослойной клеточной стенки и играют важную роль как в поддержании структурной целостности клеток, так и в ее обменных процессах с окружающей средой.

**Запасные углеводы**. У грибов не обнаружен крахмал — основной запасной полисахарид высших растений и многих водорослей. Глюкоза у эумицетов запасается в качестве α-глюкана, близкого к животному крахмалу ***гликогену***, а у оомицетов — в качестве β-глюкана, близкого к ***ламинарину*** бурых водорослей. Помимо глюканов у грибов есть и другие запасные углеводы, причем некоторые характерны только для этого царства. Дисахарид ***трегалоза***, в котором 2 молекулы глюкозы соединены α-1,4-связью, играет важную роль в адаптациях грибных клеток к стрессам и в регуляции осмотических процессов (показано Е.П. Феофиловой). Долгое время трегалозу находили только в грибах, отчего

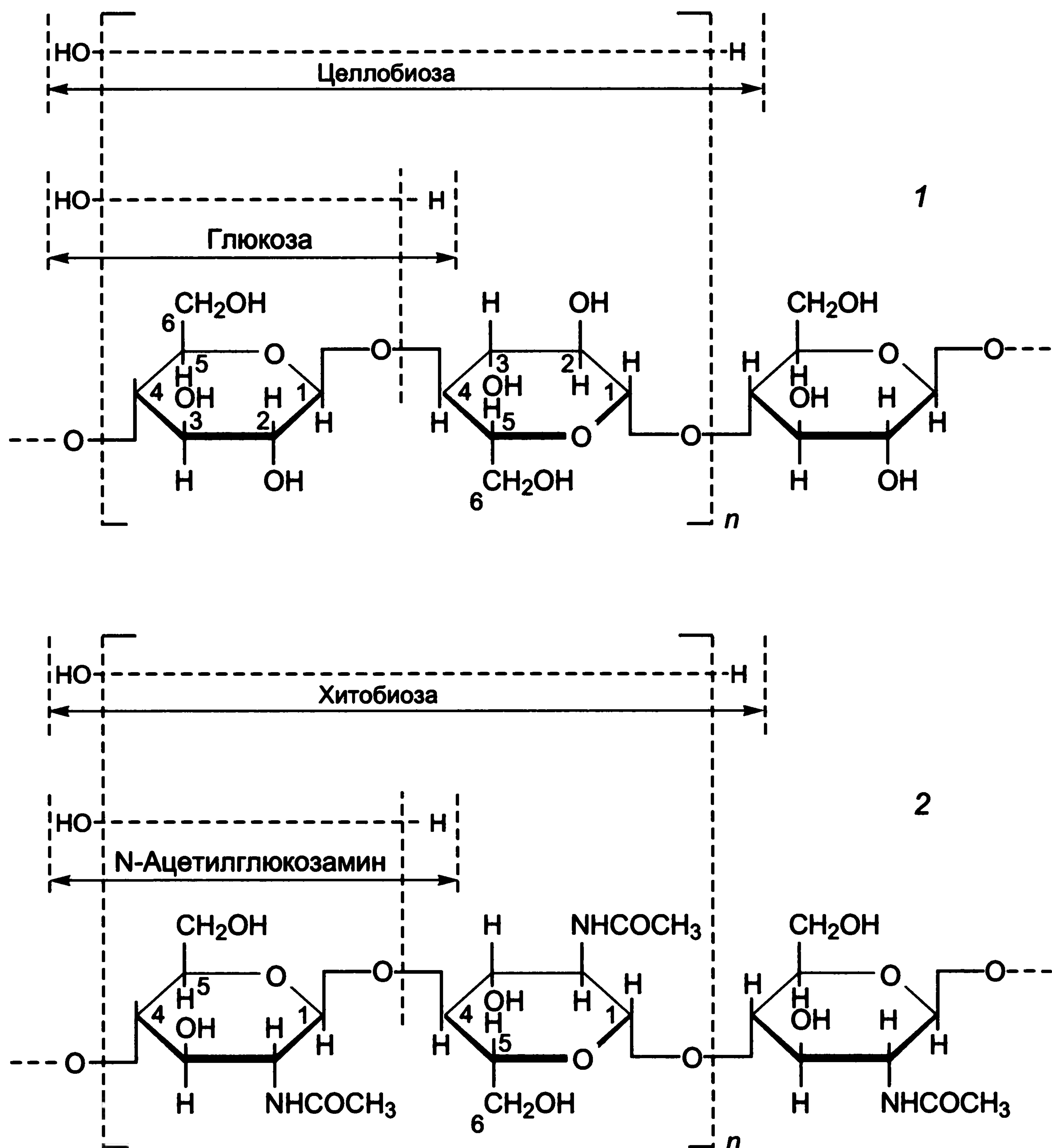



**Рис. 181.** Полисахариды клеточных стенок грибов.
*1* — целлюлоза; *2* — хитин

она получила второе название — микоза. Сейчас трегалоза обнаружена также в некоторых высших растениях в качестве минорного соединения. В клетках эумицетов содержатся сахароспирты — ***маннит, сорбит, ксилит*** и др.

## ЛИПИДЫ

Липиды (эфиры глицерина с монокарбоновыми кислотами, имеющими неразветвленную алифатическую цепь) являются важными запасными продуктами, откладывающимися в клетке в виде капелек жира. Для грибов характерно высокое содержание полиненасыщенных (имеющих несколько двойных связей

в алифатической цепочке) жирных кислот, таких, как линоленовая с тремя и арахидоновая с четырьмя двойными связями. В виде фосфолипидов (соединений эфирной связью с фосфорной кислотой) липиды входят в состав клеточных мембран (как основной компонент). Большую роль в создании мембранных структур играют также липоиды ***стерины***, придающие мембранам прочность. В отличие от холестерина животных, имеющего 27 атомов углерода в молекуле (С-27), и фитостеринов растений (С-29), основной стерин грибов — эргостерин (С-28).

## ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ

**Пигменты.** Грибы лишены фотосинтетических пигментов, но продуцируют большое число соединений, окрашивающих мицелий, пропагативные органы или субстрат. По химической природе большинство пигментов относится к терпеноидам (каротиноиды) или к ароматическим соединениям. Пигменты выполняют разнообразные функции. Так, оранжевые производные каротина индуцируют протекание полового процесса у мукоровых грибов; темно-зеленые и черные фенольные пигменты аспергиллов откладываются только в спороносном аппарате, который, в отличие от субстратного мицелия, образуется в воздушной среде, и в спорах для защиты от ультрафиолетового света; темноокрашенный меланин откладывается в клеточных стенках, что повышает их прочность.

**Токсины и антибиотики.** Многие грибы образуют соединения, токсичные для других организмов. Вещества, токсичные для микроорганизмов, называют ***антибиотиками***, токсичные для растений — ***фитотоксинами***, токсичные для животных и человека — ***микотоксинами***. Некоторые метаболиты грибов, будучи токсичными для разных групп организмов (микроорганизмов и растений, растений и животных), имеют комплексное действие. Антибиотиками обладают многие почвообитающие грибы, которым приходится конкурировать за питательные субстраты с другими микроорганизмами. Их химическая природа и механизм действия многообразны. Так, антибиотики пенициллины и цефалоспорины ингибируют синтез клеточной стенки у бактерий, трихотецины — синтез белка у эукариотных микроорганизмов, гризеофульвин — митоз.

Фитотоксины, выделяемые грибами в ткань зараженного растения, вызывают гибель растительных клеток, которые после этого становятся легкой добычей паразита. Токсины ингибируют ферментативные процессы в клетках зараженных растений (например, тентоксин гриба *Alternaria* ингибирует фотосинтетическое фосфорилирование); обладают сильным мембранотропным эффектом и влияют на транспорт веществ через мембраны, трансмембранный перенос ионов (фузариевая кислота, фузикокцин и др.).

Микотоксины разделяют на две группы: токсины микроскопических грибов микромицетов и токсины грибов макромицетов, имеющих крупные плодовые тела. Первые особенно опасны у грибов, заражающих растительную продукцию, которая используется в пищу. Например, в склероциях спорыньи накапливаются алкалоиды (гетероциклы, содержащие азот), являющиеся нервно-паралитическими ядами. Они не разрушаются при хлебопечении, поэтому хлеб, выпеченный из муки с примесью размолотых склероциев, крайне опасен. Его использование

может вызвать серьезные отравления, часто с летальным исходом. Другой паразит злаков — возбудитель фузариоза колоса гриб *Fusarium* — выделяет в зерно терпеноидные токсины, также вызывающие серьезные отравления (хлеб, выпеченный из зараженной фузариозом муки, в народе называли «пьяный хлеб», так как он вызывал головокружение, рвоту и другие симптомы, напоминающие сильное алкогольное отравление). Очень опасен токсин желтого аспергилла — афлатоксин. Его продуцент в странах с теплым климатом поражает различную сельскохозяйственную продукцию, использование которой в пищу или на корм скоту может вызвать серьезные поражения печени и других внутренних органов, часто с летальным исходом.

Токсины макромицетов опасны для людей, увлекающихся сбором съедобных грибов, но не умеющих отличить съедобные виды от ядовитых.

Токсичность некоторых грибных соединений обусловлена тем, что они подавляют иммунную систему животных или растений, т.е. являются ***иммуносупрессорами***. По химической природе большинство таких соединений являются циклическими пептидами (замкнутые кольца, образованные соединением аминокислот друг с другом). В отличие от белков, циклические пептиды, во-первых, низкомолекулярны (образованы из 5—11 аминокислот) и, во-вторых, соединены друг с другом не матричным синтезом на рибосомах, а с помощью специальных ферментов — циклаз. Из подобных соединений наиболее изучен ***циклоспорин***, продуцируемый грибом *Tolypocladium*. Его используют в хирургической практике — при пересадке органов для подавления иммунных реакций отторжения чужеродного органа.

**Фитогормоны.** Некоторые грибы, являющиеся паразитами растений, выделяют в зараженную ткань низкомолекулярные соединения, регулирующие ростовые процессы у растений (деление и растяжение клеток, открывание и закрывание устьиц и др.). Таковы терпеноиды ***гиббереллины***, образуемые сумчатым грибом *Gibberella*.

## Наследственность

**Геном.** Геномом организма называют все его внутриклеточные структуры, способные к саморепликации и несущие ту или иную наследственную информацию. В грибной клетке к таким структурам относятся ядра (ядерный геном), митохондрии (митохондриальный геном), плазмиды.

- ***Ядерный геном*** у грибов по своему размеру занимает промежуточное положение между геномом бактерий и высших эукариот. Например, пекарские дрожжи имеют 15 хромосом, но каждая хромосома в среднем в 5 раз меньше «хромосомы» кишечной палочки и только в 4 раза больше ДНК бактериофага. В среднем размер генома у грибов на два порядка меньше, чем у высших растений. Число хромосом у разных грибов составляет 2—28, большинство видов имеет 10—12 хромосом. Гораздо более значительные колебания отмечены в размерах ДНК на гаплоидный геном: от 0,015 нг у дрожжей *Saccharomyces* до 8,2 нг у зигомицета *Entomophaga*, т.е. более чем в 500 раз (разница в содержании ДНК у высших растений менее 100 раз). Наименьшие размеры генома имеет аскомицет

*Aeshbya gossypii* — 9,7 млн нуклеотидных пар (н.п.): у сахаромицетных дрожжей — 13,5 млн, у большинства грибов — 25—40 млн. Это самый маленький геном среди всех исследованных свободноживущих эукариот.

Структура ядерного генома грибов также промежуточная между бактериальным и геномом высших эукариот. У истинных грибов низкий процент повторяющихся последовательностей (10—15%), которые у бактерий почти отсутствуют, а у высших эукариот составляют значительную часть генома. Повторы в геноме грибов представлены почти исключительно рибосомальными генами. Исключение составляют оомицеты (псевдогрибы), в геноме которых повторы составляют 18—65%. Более мелкие, чем у высших эукариот, и грибные интроны (некодируемые последовательности ДНК, вырезаемые перед трансляцией). Таким образом, в процентном отношении протяженности ДНК, участвующей в синтезе белков, у грибов больше, чем у высших эукариот. У многих грибов обнаружены мелкие В-хромосомы. Число В-хромосом у разных штаммов, в отличие от нормальных хромосом, может быть различным. Следовательно, информация, закодированная в В-хромосомах, необязательна для обеспечения жизнеспособности клеток, но иногда важна для адаптаций к условиям жизни. Например, описаны фитопатогенные грибы, факторы вирулентности которых контролируются В-хромосомами, поэтому штаммы, не имеющие их, могут питаться только растительными остатками.

**Митоз** у грибов также имеет ряд специфических особенностей. *1.* У большинства грибов ядерная оболочка сохраняется во всех фазах митоза (закрытый митоз). *2.* Центриоли имеются только у небольшой группы грибов и псевдогрибов, обладающих жгутиковыми стадиями. У большинства грибов их заменяют более просто устроенные белковые структуры ***полярные тельца веретена*** (ПТВ), являющиеся организаторами микротрубочек и обозначающие полюса при митозе. *3.* Мелкие хромосомы и быстрое чередование фаз затрудняют микроскопические исследования митоза у многих грибов. Долгое время считали даже, что ядра грибов разделяются амитотически. *4.* Несинхронная телофаза часто является причиной того, что в дочерние ядра иногда переходит неравное число хромосом (явление гетероплоидии). Особенно часто гетероплоидия обусловлена различием в числе В-хромосом. *5.* У большинства грибов митоз не сопряжен с цитокинезом, а у ценотических (с неклеточным мицелием) видов цитокинез вообще редок и связан лишь с образованием органов размножения или ремонтом поврежденных участков таллома. Поэтому число ядер на клетку, как правило, больше одного и неопределенно.

**Половая рекомбинация.** У сумчатых и базидиальных грибов зиготическое диплоидное ядро без периода покоя претерпевает редукционное деление, причем участки цитоплазмы вокруг образующихся 4-гаплоидных ядер (тетрады) сразу или после еще одного митотического деления (октады) обособляются, покрываются оболочками и превращаются в мейоспоры. Таким образом, если диплоидное ядро было гетерозиготно по какому-либо гену, то по фенотипу потомства, полученного от каждой из 4 или 8 мейоспор, можно получить не статистически достоверные, как в опытах Г. Менделя с горохом, а истинные соотношения генов у родителей. Если фенотипический признак у родителей

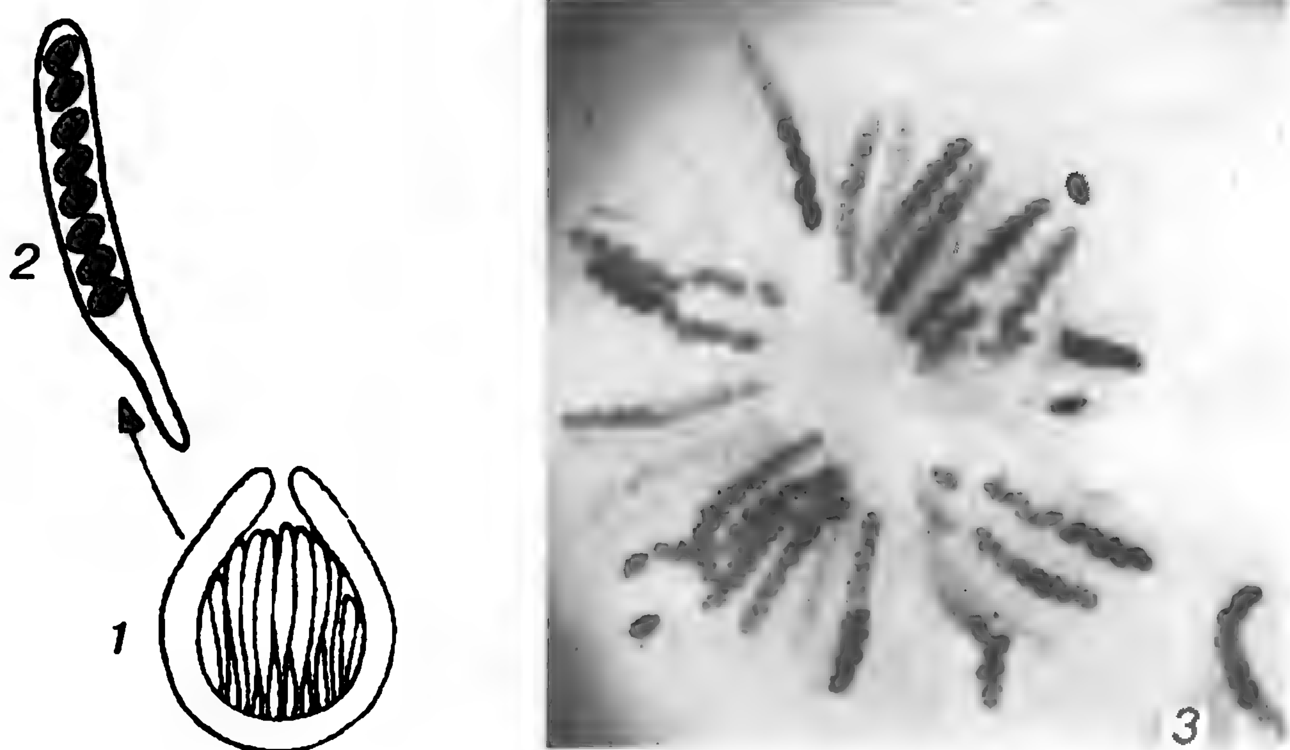



**Рис. 182.** Сумки аскомицета *Neurospora crassa* с упорядоченными октадами спор (споры расположены в линейном порядке).

*1* — перитеций с пучком сумок; *2* — зрелая сумка с октадой спор; *3* — пучок сумок из раздавленного перитеция (гибрид, полученный от скрещивания природного штамма с темными спорами и мутанта со светлыми спорами)

контролировался одним геном с аалелями *A* и *a*, то расщепление в тетрадном потомстве составит 2*A*:2*a*, а в октадном — 4*A*:4*a*. Генетический анализ, основанный на изучении фенотипов непосредственных продуктов мейоза, называется ***тетрадным анализом***. Он разработан у сумчатых грибов и широко применяется в генетике. У многих сумчатых грибов мейоспорангий (сумка) имеет удлиненную форму, 8 спор находятся в нем в линейном порядке, как горошины в бобе (рис. 182), причем в процессе мейотических и митотических делений плоскости веретена всегда ориентированы строго параллельно длинной стороне сумки. Поэтому, проанализировав потомство ядер, выделенных в том же порядке, в каком они находились в сумке, можно получить важную генетическую информацию: о сцеплении изучаемых генов, наличии кроссинговеров между ними, а также между генами и центромерами и др.

**Гетерокариоз.** Выше было отмечено, что: 1) многие грибы содержат более одного ядра в клетке; 2) клетки разделены неполными перегородками, и через поры в них ядра могут мигрировать из одной клетки в другую; 3) гифы внутри одной колонии и двух разных колоний могут сливаться (анастомозировать), в результате чего возможен обмен ядрами разных штаммов. Эти свойства привели к тому, что у грибов чрезвычайно широко распространено явление разноядерности, или гетерокариоза, при котором в одной клетке длительное время сохраняются ядра, гетероаллельные по некоторым генам. Гетерокариоз заменяет гаплоидным грибам гетерозиготность, так как в гетерокариотических гаплоидных клетках, как и в гетерозиготных диплоидных, имеют место доминантно-рецессивные отношения (маскировка рецессивного фенотипа доминантным). Однако если у гетерозиготных диплоидов соотношение аллельных генов жестко детерминировано

и равно 1:1 (только у полиплоидов может быть иное соотношение аллелей), то при гетерокариозе число ядер в клетке не постоянно и соотношение аллелей может меняться, что способствует быстрой адаптации к меняющимся условиям. «Гетерокариоз — гибкий механизм физиологической адаптации, суть которого заключается в количественных изменениях качественно фиксированного множественного генома» (Станиер).

**Парасексуальный процесс.** Иногда гаплоидные ядра в многоядерных вегетативных клетках сливаются, вследствие чего образуются диплоидные ядра. Это явление очень редкое, не превышающее одного ядра на миллион, однако вследствие огромного числа ядер в талломах постоянно встречается в грибных популяциях. Если в гетерокариотичных клетках сливаются ядра, гетероаллельные по какому-либо локусу, возникает гетерозиготное диплоидное ядро. Оно может попасть в спору и дать начало диплоидному гетерозиготному клону. В процессе митозов диплоидные ядра могут возвращаться в гаплоидное состояние вследствие потери одного набора хромосом или в них может происходить обмен участками хромосом, подобный тому, который происходит при мейозе (митотический кроссинговер). Оба процесса сопровождаются рекомбинацией родительских генов и, следовательно, фенотипов. Рекомбинация без полового процесса получила название ***парасексуальной*** (псевдополовой).

**Ядерные циклы.** Жизненные циклы грибов также разнообразны, как и сами грибы. Основные циклы следующие:

***1. Бесполый цикл.*** Характерен для огромной группы (несколько десятков тысяч видов) несовершенных грибов, утративших половое размножение. Деление их ядер исключительно митотическое (митотические грибы), поэтому плоидность ядер неизвестна. ***2. Гаплоидный цикл.*** Ядра в вегетативном талломе гаплоидные. Диплоидная зигота (обычно после периода покоя) длится мейотически (зиготический мейоз) — зигомицеты, многие хитридиомицеты. ***3. Гаплоидный цикл с ограниченным дикарионом.*** После слияния гаметангиев или гамет происходит сдвоение и синхронное деление ядер, полученных от двух родителей (стадия дикариона). После этого ядра сливаются и мейотически делятся без периода покоя. Мейоспоры дают начала новым талломам. Таково большинство аскомицетов. У этих грибов отсутствует пул скрытой изменчивости, так как все рецессивные мутации сразу проявляются фенотипически. ***4. Гаплоидно-дикариотический цикл.*** Сходен с предыдущим, но стадия дикариона длительная, часто доминирующая в цикле (большинство базидиомицетов). ***5. Гаплоидно-диплоидный цикл.*** Изоморфная смена генераций, изложенная в разделе, посвященном водорослям. В отличие от водорослей у грибов она встречается редко и описана у некоторых водных хитридиомицетов. ***6. Диплоидный цикл.*** Вегетативный таллом диплоидный, мейоз — при формировании гаметангиев или гамет (гаметический). Характерен для оомицетов и некоторых сумчатых дрожжей. У этих грибов, как и у высших эукариот, возможно скрытое сохранение рецессивных мутаций в гетерозиготных ядрах и их появление в потомстве после половой или парасексуальной рекомбинации.

- ***Митохондриальный геном.*** В митохондриях грибов содержится митохондриальная (мт) ДНК. Она представляет собой набор кольцевых молекул ДНК размером от 20 до 100 тыс. нуклеотидных пар (н.п.). Наиболее глубоко исследован

мт-геном у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, у которых 20—70 молекул мтДНК (от 5 до 30% всего генома) упакованы в один или несколько нуклеоидов. Митохондриальная ДНК содержит гены, необходимые для синтеза собственных белков (гены рибосомальной и транспортных РНК), а также компонентов дыхательной цепи (цитохром-оксидазы, АТФазы и др.). Мутации или делеции (выпадения) мт-генов часто приводят к гибели или изменению фенотипа (низкая скорость роста, снижение активности дыхания и др.).

- ***Плазмиды и вирусы.*** В геномах грибов обнаружены и другие самореплицирующиеся элементы — плазмиды и вирусы. Они содержат кольцевые или линейные молекулы ДНК или РНК, находятся в ядре, митохондриях или в цитоплазме и могут влиять на фенотипические признаки грибов. Например, некоторые митохондриальные кольцевые плазмиды вызывают у сумчатых грибов гибель мицелия, достигшего определенного возраста (феномен старения), наличие многих вирусов (все вирусы грибов имеют в отличие от клеточных организмов двухцепочечную молекулу РНК) вызывает дегенерацию мицелия и плодовых тел, потерю способности заражать восприимчивые растения (гиповирулентность) и другие симптомы.

- ***Вегетативная несовместимость.*** При лабораторных исследованиях выделенных из природы штаммов многих видов грибов оказалось, что часто их гифы не сливаются или же погибают после слияния. Это явление получило название ***вегетативная***, или ***гетерокарионная***, ***несовместимость***, так как она препятствует формированию гетерокарионов. Вегетативной несовместимостью управляет специальная группа генов, причем если любая пара генов у двух штаммов гетероаллельна, то эти штаммы будут несовместимы. Полагают, что вегетативная несовместимость защищает штаммы грибов от заражения плазмидами и вирусами, переносимыми через анастомозы.

## Питание грибов

В начале раздела были перечислены специфические морфофизиологические черты, которые наложило на грибы осмотрофное питание. Здесь остановимся подробнее на том, как питательные вещества, находящиеся в окружающей среде, перевариваются и поступают в клетки.

Большинство грибов в своем питании связаны с растениями, поэтому имеют активные ферменты, разлагающие структурные и запасные полисахариды в живых растениях и растительных остатках. Таковы ***пектиназы***, разрушающие полигалактуроновую кислоту (пектин) на низкомолекулярные олигогалактурониды; ***ксиланазы***, ***целлобиазы*** и ***целлюлазы***, разрушающие целлюлозу и гемицеллюлозу — основные углеводные компоненты клеточной стенки растений; ***амилаза***, разлагающая крахмал, и др. Второй после целлюлозы по массе компонент растительных клеток — лигнин, представляющий собой трехмерный полимер ароматических колец. Особенно много его в одревесневших клетках. Лигнин — самый стойкий растительный полимер, и только грибы (главным образом древоразрушающие трутовики) имеют ферменты ***лигназы*** (оксидазы), разрушающие лигнин. Многие грибы — паразиты растений — выделяют ферменты ***кутиназы***, разрушающие

эфирные связи в воске-кутине, покрывающем эпидермис. Грибы-паразиты животных и человека, поражающие покровы (кожу, волосы, перья), выделяют ферменты, разрушающие белок кератин, из которого построены покровы животных.

Большинство из перечисленных ферментов в целях энергетической экономии синтезируются клетками не постоянно, а только при наличии в среде соответствующего вещества (например, если в окружающей среде нет пектина, то пектиназа не синтезируется). Они не конститутивны, а подвержены субстратной индукции. Кроме того, они не образуются, если в среде есть смесь питательных веществ, в которой имеются более благоприятные соединения энергетического обмена (катаболиты). Например, конечный продукт разрушения большинства полисахаридов — глюкоза, поэтому в среде, в которой кроме пектина или целлюлозы содержится глюкоза, пектиназы и целлюлазы не вырабатываются. Для чего производить сложные химические процессы для получения глюкозы, если она уже имеется в среде роста? Такая регуляция называется ***катаболитной репрессией.***

Продукты деградации полимеров поступают в клетки тремя путями: 1) в растворенном виде вследствие высокого тургорного давления, которое развивает грибная гифа, всасывающая окружающие растворы подобно насосу; 2) пассивно, по градиенту концентрации вещества, ибо в растении глюкоза и другие мономеры быстро включаются в отсутствующие в среде метаболиты — трегаллозу, сахароспирты и др.; 3) активно, с помощью специальных белковых молекул — транспортеров, находящихся в плазмалемме и клеточной стенке.

## Рост и развитие

**Мицелиальный рост** начинается с прорастания споры. Вначале росток несептирован. Перед образованием первой перегородки проходит 3 деления ядра (на стадии 8 ядер). Рост мицелия строго апикальный. В кончике гифы наблюдается большое скопление покрытых мембранами пузырьков — микровезикул, в которых к точке роста транспортируются строительные материалы (различные моносахара) и ферменты, необходимые для их полимеризации. Например, в микровезикулах, названных хитосомами, транспортируется неактивная форма фермента хитинсинтетазы, соединяющая отдельные молекулы ацетилглюкозоамина в линейные полимеры — хитин. При контакте с плазмалеммой кончика гифы пузырьки сливаются с ней и выливают в пространство между стенкой и плазмалеммой содержимое. Здесь фермент активируется. В транспорте везикул участвуют элементы цитоскелета — микротрубочки и микрофиламенты. Кроме ферментов-строителей в процессах роста участвуют ферменты-разрушители — глюканазы, хитиназы и др., которые размягчают каркас клеточной стенки, позволяя достраивать его новыми полимерами. Эти же ферменты необходимы для ветвления гиф: в определенных местах они разрыхляют стенку, которая под давлением клеточного содержимого образует вырост. Между отдельными ветвями возникают анастомозы, армирующие колонию.

**Дрожжевой рост.** Вегетативный цикл дрожжей сахаромицетов включает следующие фазы: митотическое деление ядра, образование почки, миграцию дочернего ядра в почку, отделение почки от материнской клетки, увеличение размеров

дочерней клетки. Весь цикл продолжается немногим более полутора часов. В процессе отделения почки большое значение имеет синтез хитина.

Хитин — минорный компонент клеточной стенки дрожжей-сахаромицетов. Небольшое количество хитина (1—2% от веса стенки), равномерно распределенное в оболочке, важно для поддержания ее структурной целостности. При почковании образуется хитиновое кольцо, опоясывающее почку. После формирования почки между ней и материнской клеткой откладывается хитиновая пластинка, которая при разделении клеток расщепляется ферментом хитиназой.

**Мицелиально-дрожжевой диморфизм.** Многие грибы могут менять свой морфологический статус, т.е. существовать в мицелиальной или дрожжевой форме. Это явление называется мицелиально-дрожжевым диморфизмом. Он обусловлен различными причинами, и главные из них следующие.

- ***Физиология питания.*** Мицелиальные формы дейтеромицетов из рода *Verticillium* живут как сапротрофы в почве, но могут заражать корни, проникать в сосуды ксилемы восприимчивых растений и существовать там в дрожжеподобной форме, вызывая увядание (вилт) пораженного растения. Дейтеромицет *Candida albicans* — возбудитель глубоких микозов человека. На большинстве питательных сред он растет в дрожжевой форме (эллипсоидальные бластоспоры); сыворотка млекопитающих, температура 37°C и некоторые другие факторы индуцируют мицелиальный рост.
- ***Состояние ядер в клетках.*** Базидиальные головневые и сумчатые тафриновые грибы образуют в зараженных тканях растений хорошо развитый мицелий, клетки которого содержат по два ядра (дикарионы). Такой мицелий не может расти на искусственных питательных средах. Одноядерные споры этих грибов размножаются почкованием, образуют дрожжеподобные колонии на искусственных средах и не способны заражать растения.
- ***Газовый состав среды.*** Некоторые зигомицеты из рода *Mucor* в аэробных условиях существуют в мицелиальной форме, а в анаэробных — в дрожжевой.

Таким образом, мицелиально-дрожжевой диморфизм сопровождается кардинальной перестройкой морфологии, физиологии и метаболизма. При переходах из одной формы в другую изменяется физиология важнейших энергетических процессов (дыхание — брожение), образ жизни (паразитический или сапротрофный), химический состав клеточной стенки и мембраны. В частности, в мицелиальной форме доминирующими полисахаридами клеточной стенки являются глюканы, а в дрожжевой — маннаны.

## Бесполое размножение

Бесполое размножение грибов может осуществляться подвижными и неподвижными спорами. Зооспоры образует небольшое число грибов, водных или наземных, но у которых отчетливо прослеживаются генетические связи с водными. Структура жгутиков у зооспор оомицетов и гифохитриевых аналогична описанной для охрофитовых водорослей, а у хитридиомицетов будет рассмотрена

при описании этой группы грибов. Большинство видов грибов размножается неподвижными спорами, что указывает на их очень давний выход на сушу. Споры могут формироваться ***эндогенно*** в спорангиях (***спорангиоспоры***) или экзогенно (***конидии***). Эндогенные споры освобождаются только после разрушения спорангия, что происходит обычно при его намокании. Обычно в спорангиях формируется большое число (тысячи) спор, однако некоторые виды образуют мелкие спорангии (***спорангиоли***), в которых находится лишь несколько спор (иногда одна). В последнем случае оболочки спорангиоли и споры могут срастаться, и тогда эндогенная спора функционирует как экзогенная. Это свидетельствует о первичном возникновении эндогенных спор, которые были предшественниками экзогенных.

Конидии образуются у большинства видов грибов (аскомицеты, базидиомицеты, некоторые зигомицеты). Несовершенные грибы, или дейтеромицеты, размножаются только конидиями. Они могут быть бесцветными (гиалиновыми) или темноокрашенными (меланизированными), одноклеточными или с перегородками, одно- или многоядерными, формироваться одиночно, в головках или цепочках. Формируются они на конидиеносцах, которые могут представлять собой недифференцированные гифы или специальные выросты, специфичные по форме (булавовидные, древовидно-разветвленные и др.). У многих видов грибов конидиеносцы расположены на мицелии группами, защищенными специальными сплетениями гиф мицелия (ложа, пикниды) (рис. 183).

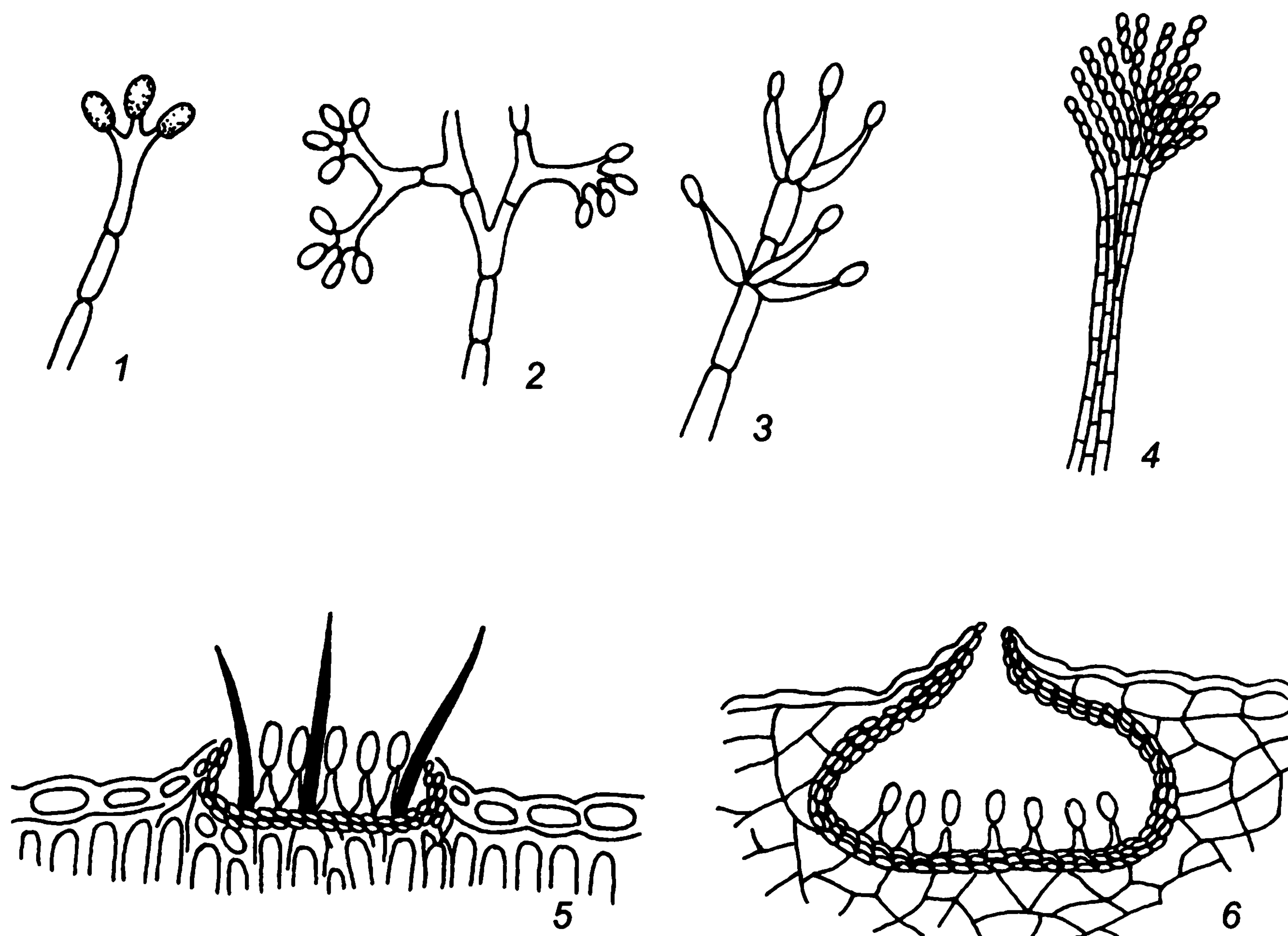



**Рис. 183.** Формы конидиального спороношения.
*1—3* — одиночные конидиеносцы; *4* — коремия; *5* — ложе; *6* — пикнида

Большой интерес представляет и процесс формирования конидий — ***конидиогенез***. По способу образования выделяют ***таллоконидии*** и ***бластоконидии***. При талломном (таллическом) способе конидия развивается из целой клетки, которая целиком превращается в спору, и изменение размеров и формы конидии происходит уже после ее отделения перегородкой от конидиеносца. При бластическом конидиеобразовании спора приобретает свои форму и размеры до отделения перегородкой от конидиогенной (материнской) клетки и на ее образование идет не все содержимое клетки, которая, следовательно, может участвовать в формировании нескольких конидий. В этом заключается принципиальная разница между двумя типами конидиогенеза: при таллическом конидиогенная клетка не пролиферирует, а при бластическом она претерпевает многократные митотические деления, давая клон одинаковых спор, подобно стволовым клеткам млекопитающих.

## Половое размножение

**Морфология.** Самый распространенный тип полового процесса (наиболее простой) — слияние двух не дифференцированных на гаметы вегетативных клеток (***соматогамия***). Подобный тип полового процесса характерен для аскомицетных дрожжей, многих базидиомицетов и др. Иногда он протекает даже без слияния клеток, просто сливаются ядра внутри клетки. Более сложному половому процессу предшествует обособление участков мицелия партнеров (гаметангиев), которые затем сливаются (***гаметангиогамия***). Такой половой процесс характерен для многих зиго- и аскомицетов. Наконец, у грибов встречается и обычная для других эукариотных организмов ***гаметогамия***, т.е. слияние специализированных гамет. Изо- и гетерогамия, характерные для водорослей, встречаются только у низших грибов — хитридиомицетов. Классическая оогамия у грибов отсутствует вообще. Даже оомицеты, названные так вследствие наличия у них оогамии, не имеют мужских гамет (сперматозоидов или спермациев), а яйцеклетки в оогонии лишены собственной клеточной стенки и названы *оосферами*. У некоторых видов сумчатых грибов имеется оогоний (но без женских гамет яйцеклеток, т.е. представляющий собой гаметангий), но отсутствует антеридий, так что оплодотворение происходит вегетативной гифой. У других аскомицетов и базидиомицетных ржавчинных грибов имеются мужские гаметы — спермации, но отсутствуют женские гаметы, а иногда и гаметангии (сперматогамия). Причем у некоторых видов спермации несут двойственные функции — мужских гамет и спор бесполого размножения (конидий).

**Регуляция.** По генетической и физиологической регуляции можно выделить несколько типов полового процесса:

- ***Гинандромиксис*** — характерен для двудомных оомицетов, у которых оогонии и антеридии образуются на разных талломах. Если генетически однородный штамм выращивать в монокультуре, то он размножается только бесполыми спорами. При нахождении рядом двух штаммов начинаются морфогенетические изменения под действием химических выделений стероидной природы — половых

феромонов. Феромон антеридиол индуцирует образование антеридиев у партнера, а оогониол — оогониев. После этого происходит встречный рост мицелиев и фертилизация оогониев антеридиями. Интересно, что половые гормоны высших млекопитающих — мужские андрогены и женские эстрогены также имеют стероидную природу. Таким образом, из двух совместно выращиваемых штаммов один функционирует как мужской, а другой — как женский. Однако если попарно выращивать серию природных штаммов, то можно обнаружить, что штамм, функционирующий как мужской в одной паре, становится женским в другой, т.е. для этих грибов характерна относительная сексуальность (гинандромиксис от слов «гина» — женский и «андрос» — мужской). Будет ли штамм образовывать антеридии или же оогонии, зависит от количественного соотношения оогониола и антеридиола у него и его партнера.

- ***Димиксис***, или ***гетероталлизм***. По терминологии, предложенной американским микологом А. Блексли (1904), грибы могут быть гомо- или гетероталличными. У гомоталличных видов генетически однородное потомство одной споры может пройти весь жизненный цикл, включая половое размножение, т.е. при половом процессе сливаются генетически идентичные ядра внутри мицелия. У гетероталличных видов для прохождения полового цикла необходимо на каком-то этапе (различном у разных видов грибов) слияние потомков двух генетически различных спор (и, следовательно, их ядер). Для половой совместимости двух штаммов необходимо генетическое различие (гетероаллельность) в определенных локусах, названных ***локусами спаривания***, или ***mat-локусами*** (от англ. *mating* — спаривание). У большинства грибов (зиго-, аско- и некоторых базидиомицетов) имеется один локус спаривания с двумя аллелями. Локус спаривания состоит из нескольких генов, которые управляют синтезом половых феромонов, влияющих на морфогенез партнера, и рецепторов на мембране, связывающих феромон партнера. Такой гетероталлизм называют ***однофакторным*** или ***биполярным***. Аллели локуса спаривания у разных видов грибов обозначают как «+» и «–», *A*1 и *A*2, *A* и *a*, *a* и α и т.д. Потомство таких грибов после мейоза разделяется на две самонесовместимые, но взаимно совместимые группы в соотношении 1:1, т.е. вероятность родственного (инбридинга) и неродственного (аутбридинга) скрещивания составляет, как и у двуполых высших эукариот, 50%.

В геноме многих высших базидиальных грибов (макромицетов) имеется два локуса спаривания — *A* и *B*, причем совместимы друг с другом только штаммы, гетероаллельные по обоим локусам (*Ax Bx* совместим с *Ay By*, но не с *Ax By* и *Ay Bx*). Их гетероталлизм называют ***двухфакторным***, или ***тетраполярным***. Двухфакторный гетероталлизм снижает вероятность инбридинга до 25% (из 4 аллельных вариантов гибридного потомства — *Ax Bx*, *Ay By*, *Ax By*, *Ay Bx* — только два взаимно совместимы), т.е. препятствует близкородственным скрещиваниям.

- ***Диафоромиксис*** — наличие не двух, а многих аллелей локуса спаривания, случайно встречающихся у разных штаммов, слагающих популяцию. Каждое аллельное состояние контролирует синтез различающихся по конфигурации феромонов и рецепторов к ним. Такой контроль спаривания также имеют только высшие базидиальные грибы. Он обеспечивает практически 100%-ю вероят-

ность аутбридинга, так как штаммы, имеющие разные аллели, взаимно совместимы, а аллелей очень много. Поскольку большинство диафоромиктических видов имеют тетраполярный гетероталлизм, снижающий вероятность близкородственных скрещиваний, такие грибы подобно высшим эукариотам образуют панмиксные гибридные популяции.

## Плеоморфизм

Для многих грибов характерно явление ***плеоморфизма*** — формирование в жизненном цикле нескольких спороношений разного облика. Половое спороношение (***телеоморфа***) обычно бывает только одно, а бесполых спороношений (***анаморф***) может быть одно или несколько. Например, гриб анаморфного рода *Fusarium* образует два типа конидий — крупные, многоклеточные, серповидной формы ***макроконидии*** и эллипсовидные одноклеточные ***микроконидии***. Телеоморфа может отсутствовать, так что спороношения представлены одной или несколькими анаморфами. При этом найти правильное место таким грибам в системе (которая строится преимущественно на основании строения телеоморф) бывает иногда очень сложно. Поэтому для плеоморфных грибов допускается употребление самостоятельных названий каждой стадии, но при этом название телеоморфы распространяется на все стадии, а название анаморфы относится только к соответствующей стадии. В частности, такие широко известные грибы, как аспергилл (*Aspergillus*) и пеницилл (*Penicillium*), — это, строго говоря, название не грибов, а анаморф некоторых аскомицетов. Названия же этих грибов (телеоморф) — *Talaromyces*, *Eurotium* и др. У многих видов телеоморфа вообще неизвестна, и названия для нее нет. Совокупность анаморф высших грибов, прежде всего аскомицетов, составляет группу (формальный отдел) ***несовершенных грибов***, или ***дейтеромицетов*** (Fungi imperfecti, Deuteromycota). При отсутствии телеоморфы единственная возможность установить принадлежность этих грибов к тому или иному таксону аскомицетов — сравнение их рибосомальных генов со структурой соответствующих генов аскомицетов.

# ОБРАЗ ЖИЗНИ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Грибы и грибоподобные организмы входят практически во все наземные и водные экосистемы как компоненты гетеротрофного блока, занимая в них вместе с бактериями и другими группами организмов уровень редуцентов, или деструкторов органического материала. Их можно повсеместно обнаружить в почвах, пресных и соленых водоемах и водотоках; растениях, животных и их остатках; предметах и материалах промышленного производства и т.п. Нередко они встречаются в экстремальных условиях обитания — в термальных источниках, вулканических почвах, во льдах Арктики и Антарктики и многих других. Широкое распространение в биосфере Земли определяется рядом биологических особенностей грибов, важнейшие из которых следующие.

*1.* Наличие у большинства грибов мицелиальной структуры таллома, обеспечивающей большую величину отношения поверхности гиф к их объему. Такая структура позволяет грибам быстро колонизовать субстрат, пронизывая его гифами по всему объему, и дает им высокую степень контакта со средой, что очень важно при осмотрофном питании.

*2.* Значительные скорости роста и размножения, позволяющие грибам в короткие сроки заселять большие массы субстратов, накапливать большое число спор и распространять их на огромные расстояния.

*3.* Высокая метаболическая активность, проявляющаяся в широком диапазоне действия различных факторов окружающей среды (температуры, влажности, света, аэрации и т.д.).

*4.* Значительная генетическая и биохимическая изменчивость (экологическая пластичность), позволяющая грибам быстро адаптироваться к меняющимся условиям среды обитания и к новым субстратам.

*5.* Способность быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды переходом к покоящимся структурам (анабиозу), возможность длительно пребывать в этом состоянии, не теряя жизнеспособности, и также быстро переходить к активной жизнедеятельности при наступлении благоприятных условий.

Грибы как гетеротрофы нуждаются в готовом органическом веществе. В природе они находят его в виде разнообразных органических остатков растительного или животного происхождения, на которых развиваются как сапротрофы, либо в виде содержимого клеток живых организмов, на которых грибы паразитируют или с которыми вступают в симбиотрофные отношения. Экологические группы грибов выделяют по двум признакам — *трофическому* (на основе способа питания — паразитический, симбиотрофный, сапротрофный — и заселяемых субстратов — гумусовые сапротрофы, подстилочные сапротрофы и проч.) и *топическому* (на основе среды обитания, например почвенные, водные грибы).

## Трофические группы грибов

### ГРИБЫ-САПРОТРОФЫ

Грибы-сапротрофы встречаются везде, где есть растительные остатки, например опавшие листья, разрушающаяся древесина, реже остатки животного происхождения, и вызывают их разложение и минерализацию, а также образование гумуса. Таким образом, грибы являются редуцентами, как бактерии и некоторые другие группы организмов. Сапротрофы часто относительно мало специализированы в отношении питания. Доступность для них тех или иных органических соединений сложного строения — полисахаридов, белков и др. — определяется способностью таких грибов синтезировать и выделять в окружающую среду ферменты (гидролазы, оксидазы), разлагающие эти вещества на более простые компоненты — простые сахара, аминокислоты. По этой способности грибы сильно различаются: одни из них могут использовать только простые углеводы, органические кислоты, спирты и др. (их часто называют «сахарные грибы»), другие образуют гидролитические ферменты, разлагающие крахмал,

целлюлозу, белки, хитин, и могут развиваться на субстратах, содержащих эти вещества. Наконец, многие грибы, образующие различные оксидазы и другие ферменты, способны разрушать лигнин и стойкие лигноцеллюлозные комплексы, входящие в состав растительных тканей. Поэтому в процессе разложения растительных остатков, например опада или древесины, наблюдается закономерная смена одних видов грибов другими.

Среди сапротрофов иногда встречаются и довольно узкоспециализированные группы, например кератинофилы, разлагающие очень стойкий белок животного происхождения — кератин — и развивающиеся на содержащих его остатках — копытах, рогах, птичьих перьях, волосах и др. Специализация этих грибов в значительной мере определяется их малой способностью к конкуренции за питание с другими, более быстро растущими или образующими антибиотики микроорганизмами. Такие грибы «уходят» от конкуренции, занимая специфические субстраты, недоступные для других организмов.

Сапротрофные грибы являются важнейшим по разнообразию, биомассе и функциональной нагрузке компонентом наземных экосистем. Они, наряду с другими группами грибов, играют одну из центральных ролей в регенерации биофильных элементов в биосфере и поддержании функционирования экосистем, представляют важное звено пищевых цепей, активно участвуют в гумусообразовании, детоксикации поллютантов, синтезе биологически активных метаболитов.

Глобальная экологическая роль сапротрофных грибов заключается в освобождении углерода, связанного высшими растениями в процессе фотосинтеза. Грибы — основные компоненты гетеротрофного блока в круговороте углерода. Они возвращают в кругооборот углерод, связанный в листьях, древесине, почве; через тело грибов проходит 2/3 связанного углерода на Земле.

Большинство сапротрофных грибов относится к следующим трофическим группам: *гумусовые сапротрофы* — почвообитающие грибы, которые питаются почвенным гумусом; *подстилочные сапротрофы*, разлагающие мертвые растительные остатки — лесной опад, отмершие части травянистых растений; *ксилотрофы* — развивающиеся в мертвой древесине и разлагающие ее (например, трутовые грибы); *копротрофы*, питающиеся экскрементами травоядных животных.

Среди **ксилотрофов** — грибов, обитающих на древесине, — особенно распространены базидиомицеты, дейтеромицеты и аскомицеты. Представители этой группы вызывают разложение древесины. Некоторые из них начинают свое развитие на живом дереве как паразиты и продолжают его после гибели дерева.

Ксилотрофы образуют комплексы ферментов, разрушающих целлюлозу и лигнин древесины. Грибы, разлагающие преимущественно целлюлозу, вызывают деструктивную, или бурую, гниль древесины. Если же грибы разрушают лигнин, развивается коррозионная, или белая, гниль. Ксилотрофы активно разлагают древесину и древесный опад в лесах, участвуя в круговороте веществ. Некоторые из них, например домовые грибы, развиваясь в постройках и на деловой древесине, вызывают их разрушение и приносят существенный ущерб хозяйству.

**Копротрофы** обитают на экскрементах животных, богатых органическими веществами; этот субстрат является для них постоянным и типичным местообитанием в природе. Таксономический состав этой группы разнообразен, но обычно

на экскрементах при соответствующих температуре и влажности последовательно развиваются представители зигомицетов (виды из родов *Pilobolus, Mucor, Chaetocladium* и др.), аскомицетов (преимущественно представители класса Pezizomycetes из семейств Ascobolaceae и др. и некоторые представители классов Sordariomycetes и Loculoascomycetes), агарикоидные базидиомицеты (из родов *Coprinus, Panaeolus* и др.) и многочисленные анаморфные грибы. В процессе эволюции в разных таксономических группах копротрофов независимо выработались адаптации к обитанию на экскрементах преимущественно травоядных животных: высокая устойчивость спор к повышенной температуре и воздействию ферментов пищеварительной системы животных; резко выраженный положительный фототропизм спорообразующих структур (спорангиеносцев, носика перитеция, сумок) и активное отбрасывание спор в сторону источника света, обеспечивающее более высокую вероятность попадания спор на траву, поедаемую затем животными.

Значительно меньше видов грибов обитает на мертвых животных. Часто это низшие водные грибы и грибоподобные организмы — хитридиомицеты, оомицеты, живущие на мертвых водных беспозвоночных и рыбах. Некоторые из них способны поражать ослабленных живых рыб и развиваться на рыбной икре. Сюда же относятся и упоминавшиеся выше кератинофилы, обитающие на субстратах животного происхождения, содержащих кератин.

В разложении остатков насекомых, а также отмерших мицелия и других структур грибов, содержащих хитин, участвуют наряду с актиномицетами и бактериями многочисленные грибы, образующие хитиназы.

## ГРИБЫ-ПАРАЗИТЫ

Грибы-паразиты развиваются на организмах из разных групп. Большинство из них паразитирует на растениях, преимущественно цветковых, но также на водорослях, папоротниках, голосеменных и др. Известно большое число грибов — паразитов животных (беспозвоночных, насекомых, рыб, птиц, млекопитающих и др.). Некоторые грибы вызывают заболевания у человека. Грибы-микопаразиты, или микофильные грибы, развиваются на других грибах.

Связь грибов с растениями возникла на ранних этапах эволюции растений и сыграла большую роль в становлении современных фитоценозов. В частности, грибы-паразиты регулируют численность отдельных видов растений и способствуют формированию сложных многовидовых фитоценозов. Они наиболее сильно поражают массовые виды и, снижая их численность, позволяют развиваться менее конкурентоспособным видам. Если последние становятся массовыми, то тоже начинают сильно поражаться. Так создается устойчивое равновесие видов в фитоценозах.

Хотя вопрос о первичности сапротрофности или паразитизма остается до последнего времени предметом дискуссии, многие микологи считают, что для грибов первичен сапротрофный способ питания, а паразитизм представляет собой один из путей их специализации при уходе от конкуренции.

Одни виды грибов-паразитов развиваются только на строго определенных хозяевах, часто одного или близких видов, т.е. характеризуются узкой специали-

зацией, например ржавчинные грибы (порядок ржавчинные — Uredinales, отдел Basidiomycota). Другие, наоборот, могут поражать широкий круг хозяев, относящихся к разным семействам и даже классам растений. Так, возбудитель серой гнили *Botrytis cinerea* поражает тюльпаны, пионы, землянику, малину и многие другие растения.

Среди грибов есть как облигатные (обязательные), так и факультативные паразиты. Факультативные паразиты обычно развиваются как сапротрофы, но способны паразитировать на ослабленных растениях и на невегетирующих частях растений, например плодах. Факультативными сапротрофами называют грибы, обычно развивающиеся как паразиты, но в определенных условиях способные к сапротрофному существованию (например, на растительных остатках или в почве). Наконец, облигатные паразиты в природе развиваются только на живых организмах. Некоторые из них, например мучнисторосяные (порядок Erysiphales, отдел Ascomycota), не способны развиваться на искусственных питательных средах.

Грибы-паразиты могут получать питание из тканей хозяина различными путями. Среди хитридиомицетов (Chytridiomycota) и некоторых групп грибоподобных организмов встречаются внутриклеточные паразиты: их одноклеточный таллом, лишенный клеточной стенки, развивается внутри клетки хозяина (рис. 184, *А*). У малоспециализированных паразитов мицелий распространяется как по межклетникам, так и в клетках хозяина, не образуя особых структур для поглощения питательных веществ (рис. 184, *Б*). Наконец, у наиболее специализированных паразитов — мучнисторосяных, ржавчинных и др. — мицелий распространяется по межклетникам, а в клетки внедряются специализированные структуры — гаустории (рис. 184, *В* и 180).

По характеру воздействия паразита на хозяина различаются некротрофные паразиты, сначала убивающие ткани хозяина, а затем питающиеся ими, и биотрофные паразиты, питающиеся за счет живых тканей хозяина.

Отдельные группы грибов и грибоподобных организмов паразитируют на животных. Среди них есть как большие таксоны (например, порядки энтомофторовые — Entomophthorales, отдел зигомицеты, лябульбениевые — Laboulbeniales, отдел аскомицеты, септобазидиевые — Septobasidiales, отдел базидиомицеты), так и представители отдельных родов (например, род *Cordyceps*, отдел аскомицеты). Паразиты и хищники, улавливающие нематод и других беспозвоночных животных, обычно живут в почве или разлагающихся растительных субстратах, питаясь сапротрофно-растительными остатками и почвенным гумусом, но в условиях дефицита азота и при наличии жертвы могут нападать на нее (рис. 185), т.е. их паразитизм не облигатный, а факультативный (необязательный). Некоторые группы грибов могут паразитировать на позвоночных животных и человеке, вызывая у них такие заболевания, как дерматомикозы и глубокие микозы (например, аскомицеты из порядка онигеновые — Onygenales и базидиомицеты из порядка филобазидиевые — Filobasidiales). Наконец, так называемые микофильные грибы паразитируют на других видах грибов — плодовых телах макромицетов (все грибники видели заплесневевшие «грибы»), мицелии, склероциях, стромах и плодовых телах микромицетов.

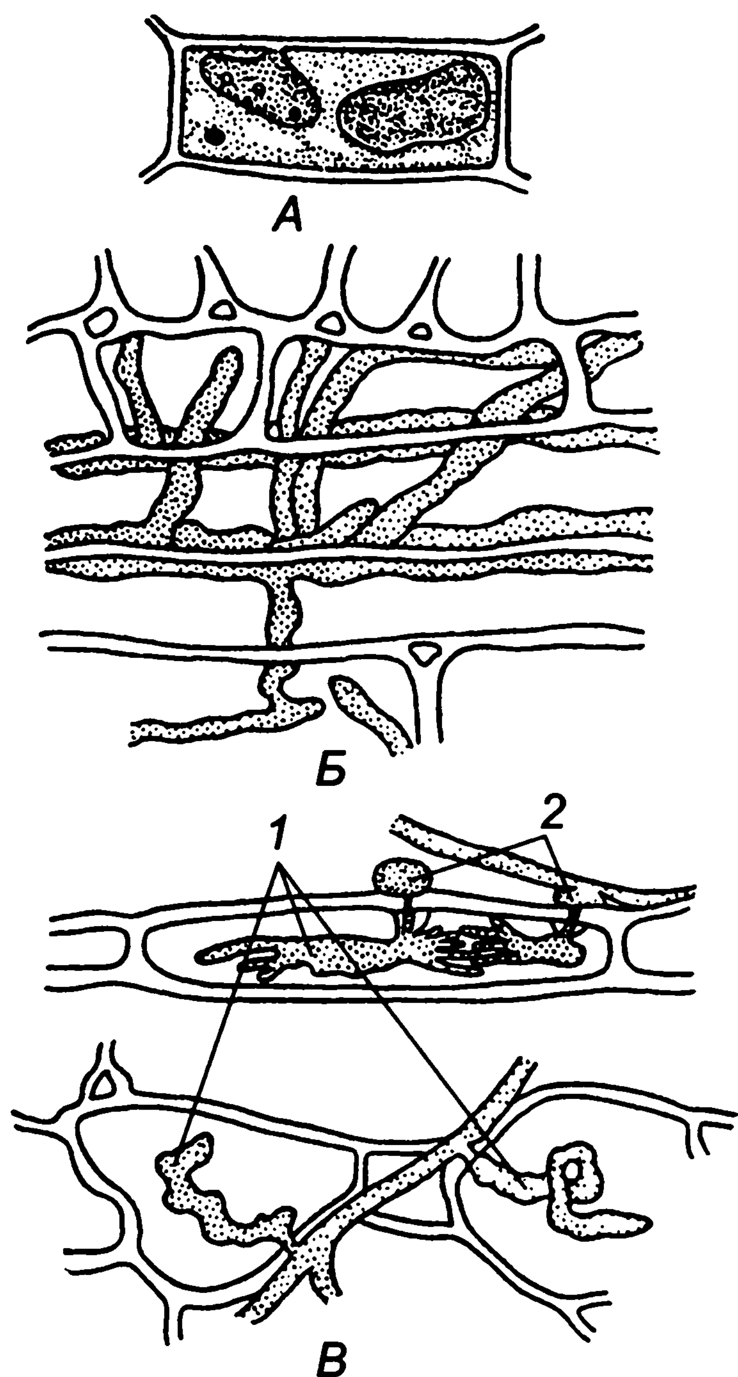



**Рис. 184.** Способы питания грибов-паразитов.

*А* — талломы паразита в клетке хозяина; *Б* — внутриклеточный мицелий; *В* — межклеточный мицелий с гаусториями: *1* — гаустории; *2* — апрессории

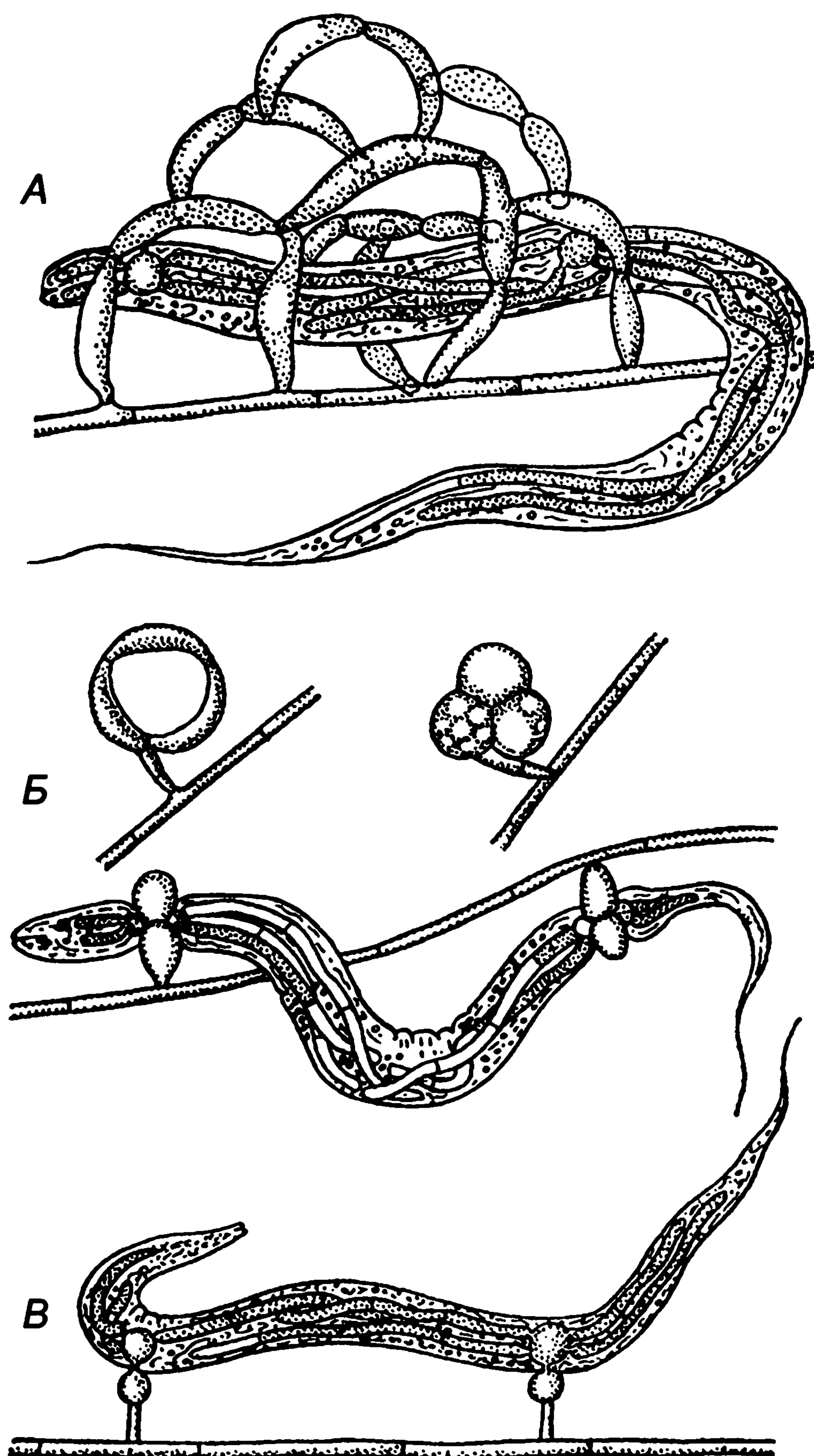



**Рис. 185.** Ловчие приспособления хищных грибов.

*А* — клейкие сети; *Б* — сжимающиеся кольца; *В* — клейкие головки

## ГРИБЫ-СИМБИОТРОФЫ

Грибы-симбиотрофы связаны почти исключительно с растениями. Развиваясь в симбиозе с водорослями, они образуют лишайники, или лихенизированные грибы, отличающиеся от свободноживущих грибов комплексом морфолого-анатомических, физиолого-биохимических и экологических признаков и рассматривающиеся поэтому многими специалистами как своеобразная группа симбиотических организмов (см. разд. «Лишайники»).

Многочисленные грибы вступают в симбиотические отношения с высшими растениями. Как и паразиты, они питаются содержимым клеток растений, но при этом не только приносят растению-хозяину вред, но и придают ему ряд полезных свойств. Если польза превышает вред, зараженные растения становятся более жизнеспособными и конкурентоспособными. Известны две группы микосимбионтов растений — живущие в корнях *микоризные грибы* и живущие преимущественно в надземных частях растений *эндофитные грибы.*

**Микоризные грибы.** Микориза (или, в переводе с греческого, грибокорень) представляет собой комплекс мицелия гриба и корней растения. Впервые симбиотические ассоциации корней растений с грибами были описаны Д.Ф. Каменским в 1881 г., а термин «микориза» был введен А.Б. Франком в 1885 г. Микосимбиотрофия широко распространена в природе — микоризы обнаружены более чем у 220 000 видов растений, как травянистых, так и деревьев, кустарников и кустарничков. Они известны у представителей всех отделов наземных растений — от мохообразных до покрытосеменных. Практически не образуют микоризы представители некоторых семейств (например, гвоздичные, маревые, крестоцветные), растения ливневых тропических лесов, многие гидрофиты, а также растения, произрастающие на почвах, богатых растворимыми фосфатами, и некоторые другие группы. Микоризообразователи известны среди представителей четырех отделов настоящих грибов — зигомицетов, аскомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов.

Длительное присутствие определенных грибов в ризосфере (участках почвы вокруг корней), ризоплане (на поверхности корней) и в клетках корня привело к возникновению симбиотических взаимоотношений, полезных как грибу, так и растению. Гриб питается продуктами фотосинтеза и частично защищен тканями корня. Для растения увеличивается объем всасывающей поверхности за счет мицелия, выходящего в окружающую почву, часто на большое расстояние от корня. Микоризные грибы переводят в усвояемую для растения форму труднодоступные соединения фосфора и других элементов, снабжая растения минеральными элементами питания, а также водой. Из мицелия в растения поступают синтезируемые грибом биологически активные соединения — витамины, гормоны и др. Микориза защищает корни от потенциальных почвенных патогенов вследствие образования механической преграды (мицелиального чехла вокруг корня), выделения антибиотиков и активизации защитных свойств самого растения. Мицелий микоризных грибов, распространяющийся в почве, осуществляет связь между растениями в экосистеме и участвует в перераспределении воды и органических и минеральных элементов питания в пределах всего растительного сообщества. Таким образом, значение микориз в природных сообществах чрезвычайно велико и разнообразно.

Наиболее полно преимущества микоризного симбиоза проявляются в условиях дефицита питания на бедных почвах (например, таежных и аридных почвах). Важную роль играют микоризы в лесовосстановлении, при колонизации растениями песчаных дюн, пустошей, рекультивации отвалов при разработках полезных ископаемых и других нарушенных территорий. Таким образом, микоризы позволяют растениям и грибам совместно заселять все типы наземных мест обитания, в том числе и экстремальных.

По характеру контакта между гифами гриба и тканями корня растения различают *эндотрофную, эктотрофную* и *эктоэндотрофную микоризы.* При образовании эндотрофных микориз мицелий гриба проникает в коровую паренхиму и распространяется по межклетникам и внутриклеточно; вне корня в почве часто образуется свободный мицелий. Морфологических изменений корня при этом не происходит, сохраняются корневые волоски и характер ветвления.

Типичные эндотрофные микоризы образуются у растений семейства орхидных грибами из анаморфного рода *Rhizoctonia*, телеоморфы которого принадлежат

к родам *Ceratobasidium*, *Thanatephorus* и др. из порядка Ceratobasidiales (отдел Basidiomycota, подкласс Heterobasidiomycetidae). Проникая в клетки первичной коры корней и корневищ, гриб образует клубочки гиф, которые постепенно перевариваются растением (рис. 186, *А*). Образование микоризы у орхидных и некоторых других семейств обязательно для развития растений, так как их семена не содержат запасных питательных веществ и не могут в обычных условиях прорастать при отсутствии гриба. Компоненты микоризы взаимосвязаны также синтезом витаминов. Обычно семена растений из этих семейств уже содержат мицелий гриба.

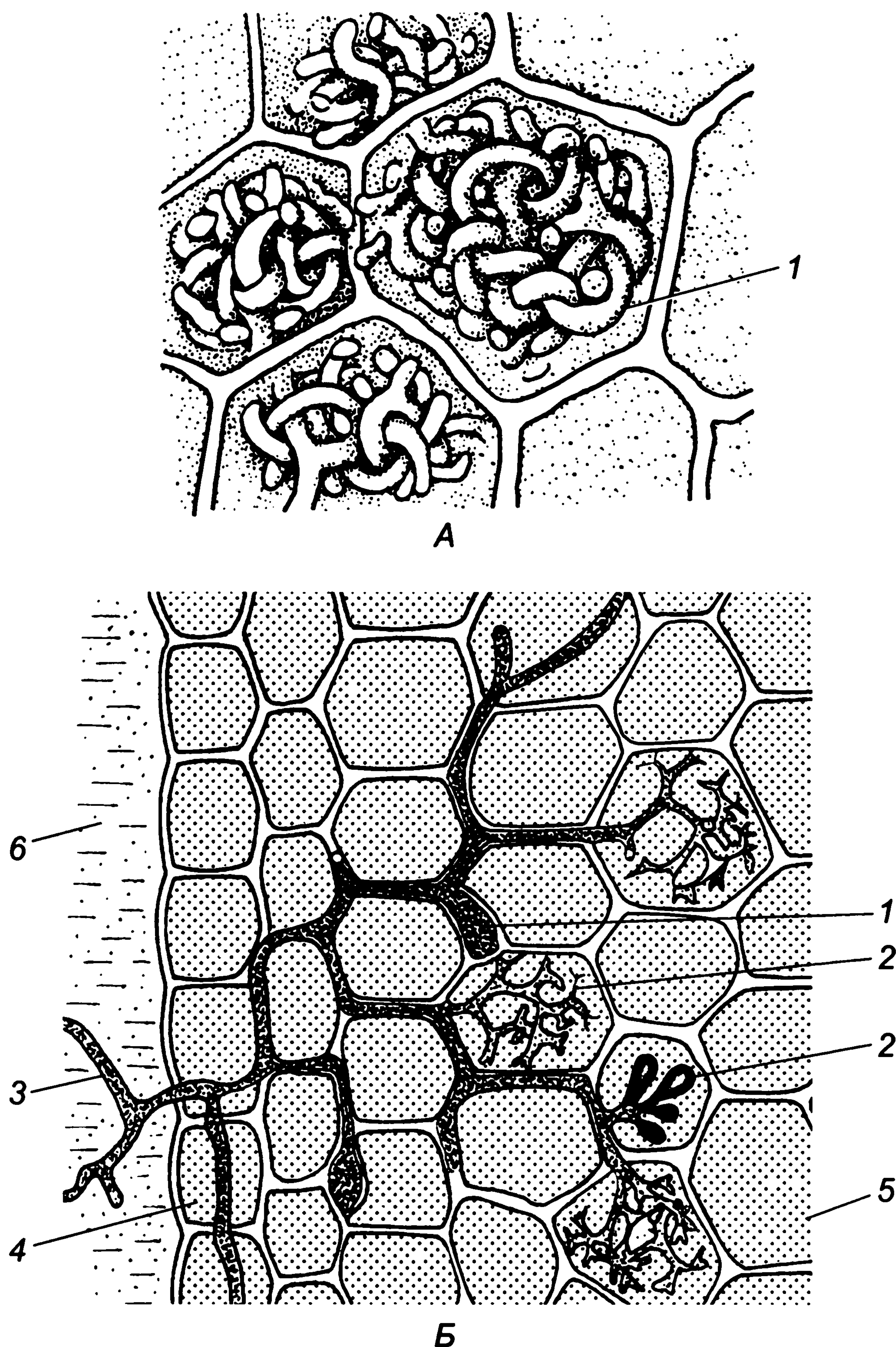



**Рис. 186.** Эндотрофная микориза.

*А* — микориза орхидных: *1* — клубочки гиф гриба; *Б* — везикулярно-арбускулярная микориза: *1* — везикулы; *2* — арбускулы; *3* — свободный почвенный мицелий; *4* — клетки ризодермы; *5* — клетки первичной коры корня; *6* — почва

Наиболее распространенным типом эндотрофной микоризы является арбускулярная или везикулярно-арбускулярная микориза (ВА-микориза), образуемая большинством травянистых растений, а также некоторыми деревьями и кустарниками. Грибы, образующие эту микоризу, принадлежат к порядку Glomerales (отдел Zygomycota). Для ВА-микоризы характерно образование на кончиках гиф или по их ходу вздутий, или везикул, содержащих зернистую цитоплазму и капельки жира. В клетках корня формируются арбускулы — веточки гиф, многократно дихотомически ветвящиеся и напоминающие деревце (рис. 186, *Б*). Арбускулы, служащие для поглощения грибом питательных веществ из клетки, в дальнейшем постепенно перевариваются растением. Образование арбускул наблюдается не у всех микоризованных растений. Обычно у грибов ВА-микоризы образуется хорошо развитый почвенный мицелий, активно поглощающий минеральные элементы питания и воду. Покоящиеся споры (азигоспоры) с многослойной стенкой формируются одиночно либо рыхлыми группами снаружи или, реже, в корнях растений. У некоторых представителей порядка Glomerales они образуются в компактных структурах, сходных со спорокарпами Endogonales.

ВА-микориза — наиболее древний тип, ее имели вымершие растения — риниофиты, жившие в силуре и нижнем девоне. Микоризные ассоциации способствовали адаптации первичных наземных растений к существованию вне воды.

В эктотрофных микоризах гифы гриба оплетают корневые окончания растений, образуя на них мицелиальный чехол, обычно с многочисленными, отходящими от него в почву свободными гифами. Корневые волоски на микоризованных кор-

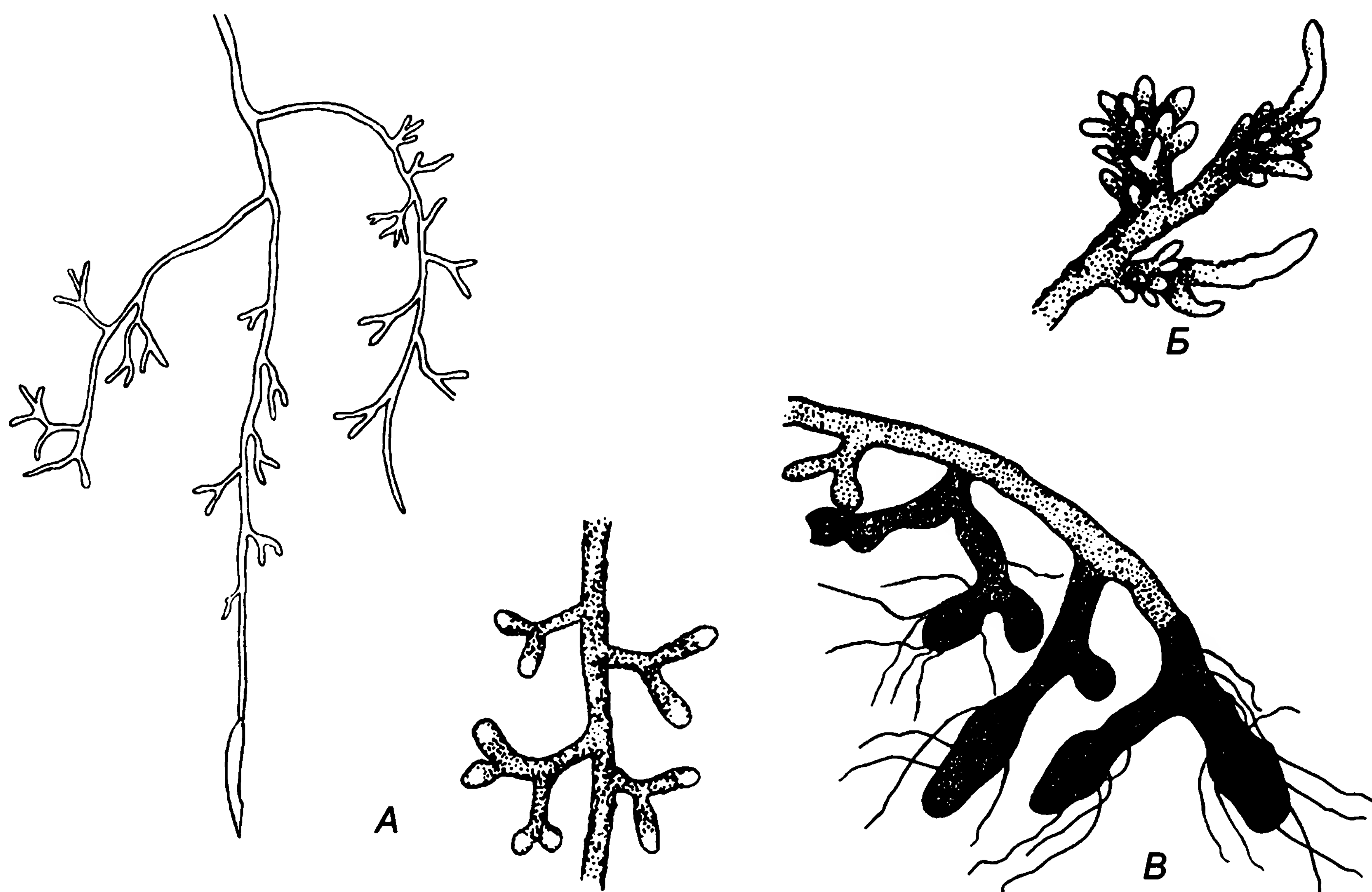



**Рис. 187.** Морфологические типы эктотрофных микориз.

*А* — вильчатая микориза; *Б* — коралловидная микориза; *В* — черная микориза *Cenococcum graniforme*

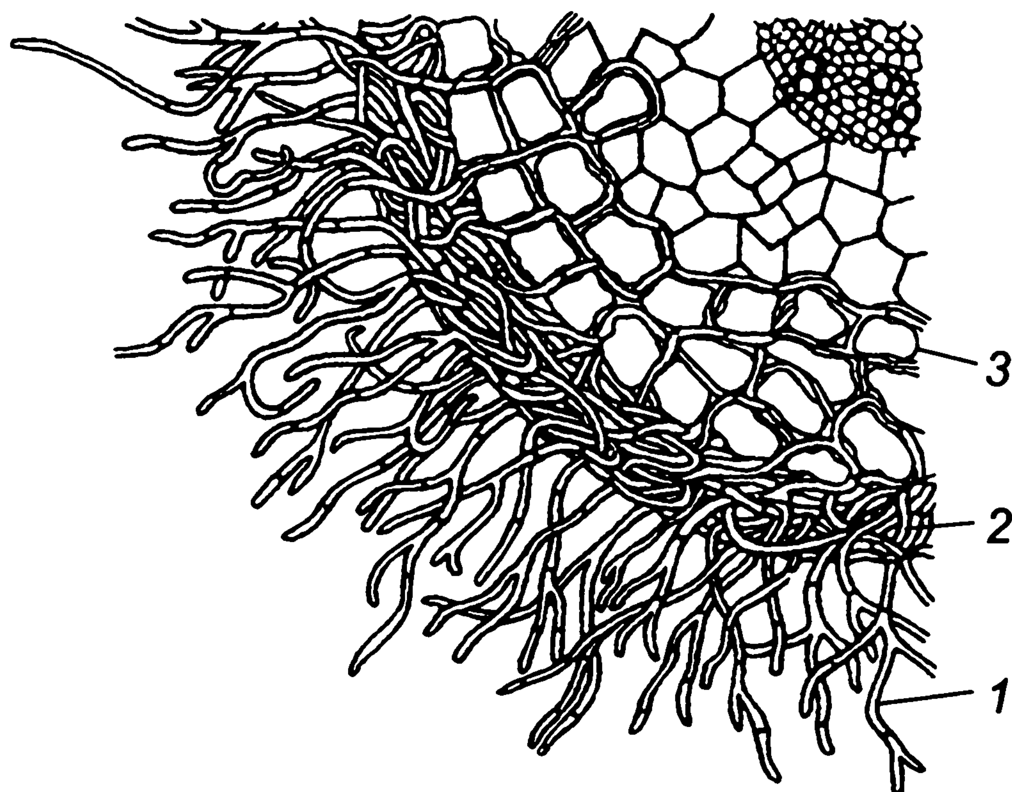



**Рис. 188.** Эктотрофная микориза.
*1* — свободный почвенный мицелий; *2* — микоризный чехол; *3* — сеть Гартига

нях отсутствуют. Корни претерпевают сильные морфологические изменения: микоризные сосущие окончания булавовидно вздуваются или характерно ветвятся (вильчато, коралловидно и т.п.), что значительно увеличивает их сосущую поверхность (рис. 187). Часть гиф проникает в межклетники коровой паренхимы корня, образуя в совокупности так называемую сеть Гартига (рис. 188).

Микоризы такого типа образует большинство деревьев и кустарников. Грибы с эктотрофной микоризой принадлежат преимущественно к агарикоидным, реже гастероидным и афиллофороидным базидиомицетам (отдел Basidiomycota), порядкам пезизовые — Pezizales и элафомицетовые — Elaphomycetales (отдел Ascomycota) и некоторым анаморфным грибам (например, широко распространенный по всему земному шару *Cenococcum graniforme*, образующий микоризы более чем со 130 видами деревьев и кустарников).

К типу эндоэктомикориз относятся так называемые *эрикоидные микоризы*, образуемые вересковыми и некоторыми аскомицетами. Микориза позволила вересковым жить в экстремальных климатических условиях на очень бедных почвах — в тундре, высокогорье.

Эктотрофная микориза появилась позднее эндотрофной — в карбоне — и привела к возникновению лигнина, важнейшего растительного полимера, включающего 25% связанного углерода. Продукты разрушения лигнина базидиальными грибами дали начало почвенному гумусу.

**Эндофитные грибы.** К этой группе относят грибы, развивающиеся в тканях надземных органов растений. Наиболее известные эндофиты — аскомицеты из родов *Epichloe*, *Balansia*, анаморфного рода *Neotyphodium*, мицелий которых развивается в стеблях и влагалищах листьев пастбищных злаков. Некоторые эндофиты препятствуют образованию генеративных органов (метелок, колосьев), формируют аскоспоры и конидии, которые способны заражать здоровые растения и, следовательно, ведут себя как настоящие паразиты. Другие утратили все виды спороношения, поэтому передаются только вертикально — через зараженные семена (как хлоропласты и митохондрии) — и не оказывают патологического влияния на растения-хозяева. Более того, они усиливают вегетативный рост зараженных растений, повышают их устойчивость к засухе, улучшают корневое питание. Эндофиты из этой группы образуют биологически активные вещества, которые защищают зараженные растения от выедания насекомыми и нематодами и заражения другими грибами. Однако, поскольку эндофитные аскомицеты злаков относятся к семейству спорыньевых грибов, они, подобно спорынье, образуют ядовитые алкалоиды, при кормлении такими растениями домашнего скота наблюдались массовые отравления, часто с летальным исходом.

У грибов, узкоспециализированных к определенному типу питания, в процессе эволюции выработались удивительные механизмы, обеспечивающие им максимальную вероятность успешного завершения своего жизненного цикла. Например, аскомицет *Ophiostoma ulmi* паразитирует в ксилеме вязов и вызывает их увядание (голландскую болезнь вязов). Ослабленные в результате болезни деревья теряют способность противостоять жукам-короедам и заражаются ими. В брачных галереях вредителей гриб образует конидиальное спороношение, так что выходящие из галерей взрослые жуки несут на своем теле споры гриба. Жуки питаются цветками вяза и заносят в него споры, которые подготавливают дерево для заселения вредителем. Таким образом, жизненные циклы двух патогенов — гриба и насекомого — скоординированы так, что жук распространяет споры гриба с больных деревьев на здоровые, а гриб подготавливает дерево для заселения жуком. Споры некоторых сумчатых (спорынья) и базидиальных (ржавчина) грибов также разносятся насекомыми, питающимися цветочным нектаром; для их привлечения спорогенные клетки этих грибов выделяют сладкую липкую жидкость (медвяную росу), обладающую у некоторых ржавчинных грибов сильным цветочным ароматом. Есть виды ржавчинных грибов, у которых спороношения ярко окрашены и напоминают по внешнему виду цветки. У базидиальных гумусовых сапротрофов из порядка веселковых спороносная ткань обладает сильнейшим трупным запахом, привлекающим мясных мух, которые распространяют споры. Удивительные приспособления имеют грибы зиго- и аскомицеты — копротрофы, постоянно развивающиеся на помете животных. Благодаря наличию светочувствительных молекул (каротиноидов) их спороносцы поворачиваются в направлении света (где выше вероятность наличия травы); быстрый перепад тургорного давления внутри спороносных структур обеспечивает активный выброс крупных спорангиев и спор на большое расстояние. Спорангии и споры покрыты клейкой слизью и прилипают к листьям; они имеют толстые оболочки, поэтому могут прорастать только после прохождения через желудок животного (разрыхления оболочек пищеварительными ферментами). Таким образом, у этих грибов выработан комплекс механизмов, обеспечивающих попадание на траву и прилипание к ней, поедание животными, выбрасывание способных к прорастанию спор вместе с пищевым субстратом (навозом).

## Топическая классификация экологических групп грибов

Экологические группы грибов можно выделять по топическому признаку — на основе среды их обитания (например, почвенные или водные грибы). В этом случае экологическая группа объединяет грибы, принадлежащие к разным трофическим группам, развивающиеся на разных субстратах. Например, среди водных грибов есть и сапротрофы, обитающие на различных органических субстратах, и паразиты водных растений и животных.

## ПОЧВЕННЫЕ ГРИБЫ

Одна из наиболее обширных и разнообразных экологических групп грибов — почвенные грибы. Эта группа разнородна как по таксономическому составу входящих в нее грибов, так и по характеру их питания. Почва — среда обитания гумусовых и подстилочных сапротрофов, микоризообразователей, многих паразитов растений и беспозвоночных животных, микофилов и грибов из других трофических групп. В почве развиваются многочисленные микроскопические грибы и мицелий грибов, образующих в почве или на ее поверхности крупные плодовые тела. Одни грибы являются постоянными обитателями почвы, другие проходят в ней только определенные стадии жизненного цикла.

В почвах всегда присутствует большое количество мицелия и спор грибов, при этом в большинстве почв грибная биомасса преобладает над бактериальной. Например, в лесных почвах биомасса грибов нередко превышает 90% от биомассы всех обитающих там организмов. Протяженность грибных гиф в почве от сотен метров до десятков километров в 1 г почвы, что значительно превышает протяженность корней высших растений. В зоне химических выделений мицелия (гифосфере), как в зоне химических выделений корней (ризосфере), создается специфический микробоценоз. Л.Л. Великановым и И.И. Сидоровой показано, например, что в гифосфере базидиомицетов падает численность сумчатых и несовершенных грибов и увеличивается численность некоторых групп бактерий. Грибы в большом количестве развиваются в гумусовом и минеральных горизонтах почвы, заселяют ризосферу растений и лесную подстилку.

Грибы активно участвуют в деструкции и аккумуляции органических веществ почвы — гумуса. Они синтезируют циклические соединения, в том числе меланины, являющиеся предшественниками гумусовых веществ, продуцируют ферменты (полифенолоксидазы), участвующие в разложении и образовании гумусовых веществ. Накапливание органических кислот при разложении грибами растительного опада и образование комплексных соединений с минеральными элементами, перемещающихся с водой из подзолистого в аккумулятивный горизонт, являются важными факторами процессов подзолообразования в почвах. Иммобилизация биофильных элементов в грибной биомассе предотвращает их потери из биологического круговорота в экосистемах. Если учесть роль грибов в аэробной деструкции растительных полимеров, особенно лигнина и целлюлозы, их деятельность в трансформации органических веществ в почвах можно считать одной из ключевых.

## ВОДНЫЕ ГРИБЫ

Грибы, как и большинство других групп организмов, вышли из воды, поэтому большинство водных грибов и грибоподобных организмов — древнейшие группы (хитридиомицеты, оомицеты, гифохитридиевые). Они встречаются в море и в пресных водоемах, обычно размножаются при помощи зооспор и питаются живыми и мертвыми водными организмами — водорослями, беспозвоночными животными и др. Однако есть высшие грибы — аскомицеты, дейтеромицеты,

очень редко базидиомицеты, вторично перешедшие в водную среду из наземной. У конидий, аскоспор и базидиоспор вторичноводных грибов образуются специальные приспособления (например, лучеобразные выросты и др., рис. 189), позволяющие им длительно находиться во взвешенном состоянии в толще воды (подобные приспособления характерны и для планктонных водорослей) и цепляться за субстраты (опавшие в воду листья, веточки).

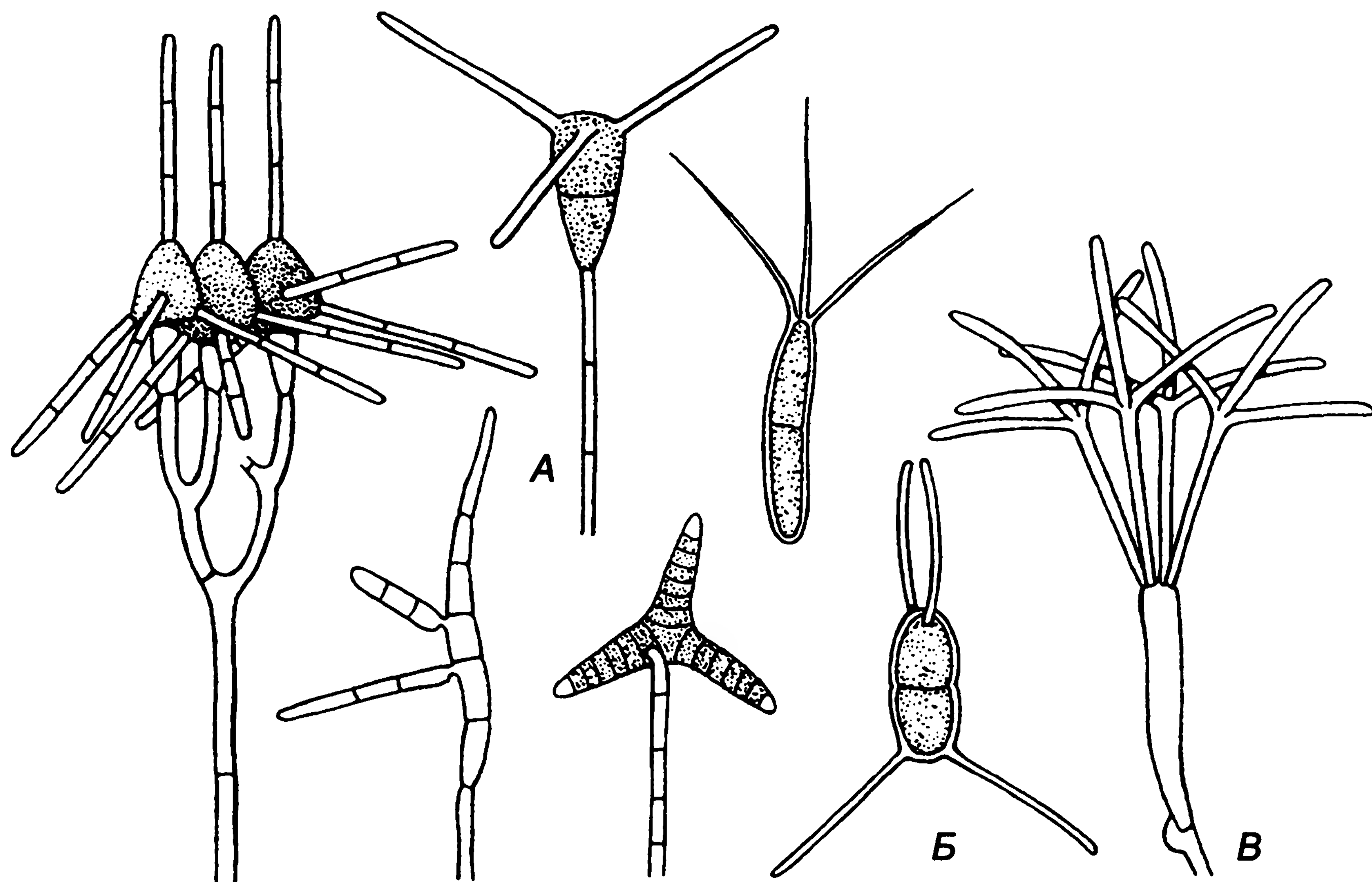



**Рис. 189.** Конидии (*А*), аскоспора (*Б*) и базидиоспоры (*В*) вторичноводных грибов

Среди водных грибов есть сапротрофы, развивающиеся на растительных остатках или обрастающие погруженные в воду предметы, паразиты водорослей, высших водных растений и животных. Водные сапротрофные грибы играют большую роль в разложении органического вещества в водоемах и обеспечении детритом водных беспозвоночных и рыб.

## Роль грибов в биосфере

Таким образом, грибы занимают в наземных экосистемах ведущее положение деструкторов растительных полимеров и поддерживают тем самым круговорот биогенных элементов и энергии в биосфере. Они активно участвуют в почвообразовании, начиная с разрушения минералов и горных пород, в процессах образования гумуса, в оструктуривании почвы и подзолообразовательном процессе. Ниже приведены основные функции грибов, выполняемые ими в биосфере.

1. Разложение природных органических веществ до двуокиси углерода, в том числе разложение труднодоступных для других деструкторов соединений (лигнина, целлюлозы, хитина, кератина).

2. Иммобилизация биофильных элементов в грибной биомассе (закрепление, предотвращающее их потери из биологического круговорота в экосистемах).

3. Процессы почвообразования: гумусообразование, структурирование почвы, формирование почвенного профиля, подзолообразование и др.

4. Трансформация соединений N, P, K, S и др. в вещества, доступные для минерального питания растений.

5. Создание в почвах пула ферментов и биологически активных соединений.

6. Снабжение растений элементами минерального питания и водой, регуляция фотосинтеза (симбиотрофные грибы).

7. Разрушение горных пород и минералов.

8. Образование минералов: осаждение карбонатов кальция и гидроокисей металлов (Fe, Al), образование минералов в болотных почвах.

9. Участие в трофических цепях в экосистемах (пища для животных и других организмов).

10. Регуляция структуры сообществ и численности популяций растений, животных и микроорганизмов.

11. Детоксикация поллютантов.

# ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ В ПРАКТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

## Вред, приносимый грибами

**Болезни растений.** Как было сказано выше, в не нарушенных человеком фитоценозах вред, наносимый грибами травянистым и древесным растениям, невелик; более того, они выполняют важные функции регуляторов численности сочленов фитоценозов. Иная картина наблюдается в посевах сельскохозяйственных культур (агроценозах) и лесных массивах, испытывающих антропогенное воздействие. Такие растительные сообщества часто подвержены массовым заболеваниям (эпифитотиям), которые, если не проводить специальных защитных мероприятий (посев и посадка устойчивых сортов, обработка семян и вегетирующих растений химическими веществами — фунгицидами и др.), могут вызвать гибель всей популяции. Причины массовых болезней связаны с нарушением человеком природных факторов, регулирующих взаимоотношения растений и их паразитов.

1. Вместо сложных многовидовых фитоценозов, в которых случайно распределены различные по степени восприимчивости к тому или иному грибу виды, в сельскохозяйственных посевах и лесных посадках преобладают чистые культуры одного вида или даже сорта растений, на которых вирулентный для них вид или штамм паразита развивается с быстротой лесного пожара.

2. Вместе с растениями, интродуцированными в новые регионы, туда попадают и их паразиты, которые могут перейти на местные растения, не обладающие выработанными в процессе коэволюции механизмами устойчивости к этим паразитам.

3. Пахотная культура, применение удобрений и другие агротехнические приемы привели к коренным изменениям условий существования почвенных

микроорганизмов. Упала численность базидиальных грибов, мицелий которых, как было уже сказано, ингибирует развитие сумчатых и несовершенных грибов — основных паразитов растений. Они не только увеличили свою численность, но и повысили патогенные свойства по отношению к растениям, становясь возбудителями корневых гнилей и других болезней растений.

4. Высокая рекреационная нагрузка на лесные массивы (вытаптывание и уплотнение почвы, приводящее к снижению аэрации корней), наличие вредных веществ — ксенобиотиков — в воздухе и почве снижают природные механизмы устойчивости к болезням.

Массовые болезни растений приводили к голоду и гибели населения в местах, где выращивалась одна пищевая культура. Так, в 40-х гг. XIX в. из-за неурожая картофеля, вызванного фитофторозом, умерло от голода или эмигрировало за океан большинство населения Ирландии, а через сто лет такое же бедствие — гибель 2 млн жителей — случилось в Бенгалии вследствие поражения риса гельминтоспориозным ожогом листьев. Грибные болезни растений, в частности ржавчина, сыграли решающую роль в перемещении центра выращивания кофе из Юго-Восточной Азии (Индия, Цейлон) в Южную Америку. На Западном побережье США рак каштанов, вызванный сумчатым грибом *Cryphonectria parasitica*, привел к изменению ландшафтов — каштановые леса сменились кустарниковыми зарослями.

**Болезни животных и человека.** Здесь сложилась та же ситуация, что и с грибными болезнями растений. Долгое время важнейшими грибными болезнями домашних животных и человека были дерматомикозы, поражающие кожу, ногти и волосы. От них очень страдал скот, часто заболевали комнатные животные, от которых болезни переходили и на людей (некоторые грибы способны поражать человека и без предварительного заражения животных). В последние годы благодаря применению противогрибных сывороток, разработанных известным микологом А.Х. Саркисовым, удалось снизить урон от дерматомикозов в животноводстве, а современные химические средства борьбы с грибными болезнями (фунгициды) позволяют успешно бороться и с поверхностными микозами человека. Однако значительно возросла роль внутренних — *глубоких микозов.* Их вызывают широко распространенные и всегда встречающиеся в быту грибы — дрожжевые из родов *Candida* и *Cryptococccus* и мицелиальные *Rhizopus, Aspergillus* и др. (оппортунистические инфекции). Их споры могут попасть в организм человека через дыхательные пути, ранки, половые органы. Если эти грибы способны расти при температуре человеческого тела (37°С) и имеют набор ферментов, необходимых для разрушения клеточного содержимого, они могут паразитировать в теле человека. Однако, не являясь специфическими паразитами, прошедшими длительную коэволюцию с хозяевами, они не способны противостоять действию иммунной системы, и поэтому организм здоровых людей легко справляется с ними. Если же иммунная система ослаблена, что может быть вызвано ухудшением качества среды обитания (загрязнением окружающей среды), психологическими стрессами и вирусными болезнями, такими, как СПИД, гепатит и др., глубокие микозы могут приводить к чрезвычайно тяжелым болезням, часто с летальным исходом. Глубокие микозы вышли на одно из первых мест среди причин гибели ВИЧ-инфицированных.

**Повреждение промышленных материалов и изделий.** Обладая обширным набором ферментов, грибы могут развиваться на разнообразных субстратах и при благоприятных условиях (температура и влажность) вызывать быстрое их разрушение. На первом месте среди таких грибов стоят ксилотрофы, разрушающие древесину. Выше было сказано, что эти грибы играют важную экологическую роль, разрушая мертвые части деревьев и освобождая связанный в них углерод. Однако они являются бичом для деревянных строений. Особенно опасна группа кортициевых базидиомицетов (с лепешкообразными плодовыми телами), которые чрезвычайно агрессивны и очень быстро превращают деревянные изделия в труху. Для их развития необходима высокая влажность воздуха, поэтому они сильно поражают деревянные полы в деревенских домах, в которых отсутствуют хорошо проветриваемые подвалы, а также бани, сваи мостов на границе вода—воздух и другие строения. Для защиты деревянных шпал на железных дорогах проводится дорогостоящая пропитка их защитными химическими веществами.

Грибы освоили и другие материалы, такие, как кожа и ее заменители, стекло, бумага, даже углеводородное топливо. Ежегодно во всем мире затрачивают огромные средства для борьбы с ними, создают специальные режимы хранения в библиотеках, архивах, чтобы препятствовать развитию грибов. Невосполнимый ущерб наносят грибы раритетам (старинным манускриптам, например) и произведениям искусства (картинам, фрескам, историческим зданиям). Специальные лаборатории, в которых изучают грибы, вызывающие биокоррозию, и разрабатывают методы защиты от них, созданы на заводах, в научно-исследовательских институтах, крупных библиотеках.

## Использование грибов человеком

**Грибы — продуценты биологически активных веществ.** Вследствие разнообразия первичных и вторичных метаболитов, высокой активности ферментов грибы в последние годы стали важнейшими объектами биотехнологии.

Многие грибы являются продуцентами различных лекарственных веществ, таких, как: 1) антимикробные препараты — антибиотики. Как известно, первым антибиотиком, выделенным английским микробиологом А. Флемингом, был продукт гриба *Penicillium — пенициллин.* Этот антибиотик произвел революцию в фармакологии, так как позволил лечить ранее неизлечимые болезни: гангрену, сепсис, перитонит и др.; 2) иммуномодуляторы. Некоторые из них (иммуносупрессоры) подавляют иммунную систему млекопитающих и поэтому широко используются при пересадке чужеродных органов, которые иммунная система организма без обработки подобными веществами отторгает. Таков циклоспорин, получаемый из грибов рода *Tolypocladium.* Другие, например полисахариды многих базидиомицетов (иммуноактиваторы), наоборот, стимулируют интенсивность иммунного ответа на микробную инфекцию; 3) противосклеротические препараты (*ловастатин* и другие продукты многих грибов), ингибирующие биосинтез холестерина и тем самым препятствующие отложению холестериновых бляшек на кровеносных сосудах; 4) противораковые вещества — полисахариды в плодовых телах некоторых трутовых и агариковых грибов (главным

образом ксилотрофов); 5) соединения, ингибирующие активные радикальные процессы в клетках, в том числе облученных, — каротиноиды, ликопины, фенолы и др., продуцируемые многими грибами в очень высоких концентрациях; 6) гормональные вещества. Алкалоиды некоторых грибов, например спорыньи, издавна используют для получения гормональных препаратов; 7) *хитин* — полифункциональное лекарственное вещество. Он обладает гораздо более высокими адсорбционными свойствами, чем активированный уголь, высокой рано- и ожогозаживляющей способностью. Все эти и другие препараты получают из разных видов грибов промышленными методами.

Многие грибы используют для получения активных ферментов, разрушающих биополимеры. Так, дереворазрушающие базидиомиты — источники активных *целлюлаз* и *пероксидаз*, обладающих способностью разлагать целлюлозу и лигнин. Их использование очень важно для целлюлозно-бумажной промышленности, так как позволяет заменить выделение и деградацию этих веществ химическими методами и избавиться от ядовитых отходов производства, загрязняющих окружающую среду (целлюлозная промышленность остается одним из самых грязных производств). Генно-инженерными методами гены, контролирующие эти ферменты, переносят из базидиальных грибов в более быстро растущие и технологически более удобные микромицеты (дрожжи и др.). Пектиназы (разлагают пектин), протеазы (разрушают белки), липазы (разрушают липиды) грибов широко используются в пищевой и легкой промышленности для осветления овощных и фруктовых соков, как добавки к моющим средствам и др.

Из грибов традиционно получают органические кислоты — лимонную, итаконовую и др.

Фитопатогенные грибы оказались активными продуцентами фитогормонов, таких, как *гиббереллины, фузикокцины.* Эти вещества регулируют ростовые процессы у растений, направляя их в нужную для паразита сторону. Сейчас ими обрабатывают сельскохозяйственные растения для получения более крупных плодов, ускорения роста и других целей.

**Пищевые и кормовые грибы.** Среди этих грибов наиболее важны представители двух групп.

1. Дрожжи *Saccharomyces cerevisiae.* Их способность в процессе брожения перерабатывать сахара в спирт и углекислый газ издавна используют в производстве многих пищевых продуктов, прежде всего хлеба, вина и пива, а также в спиртовом производстве. Благодаря быстрому размножению (клетки почкуются каждые 60—100 минут) и накоплению биомассы многие виды дрожжей выращивают для получения богатых питательными веществами кормов (белково-витаминный концентрат, БВК).

2. Плодовые тела сумчатых и базидиальных макромицетов. Один из наиболее любимых населением России природных продуктов, который используют в свежем, сушеном и консервированном виде. Однако их использование в пищу не безопасно и может привести к тяжелым отравлениям, часто с летальным исходом. Во-первых, многие виды грибов содержат токсины, описанные ранее (с. 268), и недостаточно знающий собиратель может спутать ядовитые грибы с внешне похожими на них съедобными. Во-вторых, в отличие от высших растений,

адсорбирующих почвенные растворы корневой системой, грибы всасывают питательные вещества всем вегетативным телом (мицелием), о чем уже было сказано. Поэтому они активно накапливают в мицелии и плодовых телах находящиеся в окружающей среде токсические продукты (радионуклиды, тяжелые металлы, пестициды и т.д.). В связи с этим употребление в пищу вполне съедобных грибов, которые собраны в местах экологически неблагоприятных может привести к тяжелым отравлениям. Поэтому во многих промышленно развитых странах дикорастущие грибы вообще не собирают. Поскольку к России это не относится, сборщикам грибов необходимо соблюдать некоторые простые правила, позволяющие снизить риск от употребления дикорастущих грибов: а) не собирать неизвестные грибы, как бы аппетитно они ни выглядели; б) не собирать грибы в экологически неблагоприятных местах — в городах, вдоль оживленных автомобильных дорог, около свалок, промышленных объектов и т.п.; в) не собирать старые, «червивые» и особенно заплесневевшие грибы, так как в них могут развиваться токсигенные бактерии и грибы; г) собирать грибы в корзинки, а не в целлофановые пакеты, в которых плодовые тела быстро задыхаются и загнивают; д) собранные грибы следует сразу почистить, вымыть и переработать; е) консервировать грибы только в открытой посуде во избежание развития высокотоксичных анаэробных бактерий в закупоренных банках. Нужно также иметь в виду, что ксилотрофные (растущие на мертвой древесине) грибы обычно экологически чище грибов, растущих в почве.

Гораздо более безопасно использовать в пищу съедобные грибы, выращенные в искусственных условиях. Наиболее широко культивируется гумусовый сапротроф *шампиньон двуспоровый*, который разводят более чем в 70 странах. Его культивирование включает несколько этапов: стерильное выращивание грибницы; внесение ее в специально приготовленные компосты, в которых грибница разрастается, охватывая весь объем субстрата; покрытие компоста нестерильной почвой (плодоношение индуцируют почвенные микроорганизмы), в которой при определенных температуре и влажности развиваются плодовые тела. Современные технологии позволяют получать с 1 м$^2$ почти 30 кг грибов при пяти урожаях в год, что значительно превышает выход продукции растениеводства и животноводства. Кроме шампиньона широко выращивают грибы-ксилотрофы, развивающиеся в природе на мертвой древесине: *летний* и *зимний опенок, вешенка, японский гриб сиитаке* и др. Их можно культивировать на отходах деревообрабатывающей (обрубки, опилки лиственных пород), легкой и пищевой промышленности (хлопковые очесы, подсолнечная лузга др.) и сельского хозяйства (солома). Это удешевляет их производство и попутно решает важную народно-хозяйственную задачу — утилизацию промышленных, сельскохозяйственных и коммунальных отходов. После снятия урожая грибов эти отходы обогащены мицелиальным белком, в них частично или полностью разрушены трудноусвояемые или токсичные биополимеры (целлюлоза, лигнин), поэтому они могут быть использованы в качестве добавок в корм скоту или для удобрений, что создает замкнутый цикл безотходного производства — идеал промышленной экологии. Большое достоинство грибов-ксилотрофов — их лекарственные свойства, описанные выше.

**Использование грибов в агрокультуре.** Важный прием, широко применяемый в современных сельскохозяйственных и лесотехнических технологиях, — микоризация растения (заражение культурами микоризных грибов). Этот прием повышает приживаемость, урожайность и устойчивость растений.

Многие грибы — паразиты сельскохозяйственных вредителей (насекомых, нематод), возбудителей грибных болезней (микофилы) и сорных растений используются как альтернатива пестицидам — в качестве биологических средств защиты растений. Для этого созданы микробиологические производства, в которых накапливают споры грибов, используемых в дальнейшем для опрыскивания посевов, обработки семян или внесения в почву.

## СИСТЕМАТИКА ГРИБОВ

По комплексу признаков грибы и грибоподобные организмы относят к трем царствам живого мира: Stramenopila, Mycota — Fungi и Protozoa (табл. 5).

Три отдела грибов: лабиринтуломикота, или сетчатые слизевики (Labyrinthulomycota); гифохитридиомикота (Hyphochytridiomycota), оомикота (Oomycota), ныне трактуемые как ***грибоподобные организмы***, или ***псевдогрибы***, относятся к царству Stramenopilia (страменопилы). Они помещены сюда наряду с бурыми, золотистыми и желтозелеными водорослями, а также с некоторыми протистами. «Грибы», входящие в эти отделы, интерпретируются здесь как вторично бесцветные, потерявшие хлорофилл организмы или как группы, независимо эволюционирующие от первично бесцветных флагеллятных предков с гетероморфными гетероконтными жгутиками. Последняя гипотеза частично подтверждается данными секвенирования рибосомальной ДНК отдельных представителей этих групп. Представители этого царства имеют митохондрии в основном с трубчатыми кристами, перистые жгутики с трехчленными жгутиковыми волосками, или мастигонемами. Их клеточная стенка чаще содержит целлюлозу и β-глюкан, и в ней отсутствует хитин.

### ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (STRAMENOPILA)

### ОТДЕЛ ЛАБИРИНТУЛОМИКОТА, ИЛИ СЕТЧАТЫЕ СЛИЗЕВИКИ (LABYRINTHULOMYCOTA)

Представители этого отдела — сапротрофы и паразиты, встречающиеся на водных (чаще морских) растениях. Вегетативное тело (трофическая стадия) представляет собой эктоплазматическую слизистую сеть или систему ходов, на поверхности или внутри которой скользят отдельные клетки, лишенные собственной оболочки. Такая структура называется ***сетчатый плазмодий***, или ***филлоплазмодий***. В цикле развития имеются двужгутиковые зооспоры. Жгутики гетероморфные (передний перистый и задний гладкий) и гетероконтные. Отдел включает два класса.

*Таблица 5*

**Основные признаки отделов грибов и грибоподобных организмов**

| Признак | Mycota — Fungi | Stramenopila | Protozoa |
|---|---|---|---|
| | Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota | Oomycota, Hyphochytridiomycota, Labyrinthulomycota | Myxomycota, Plasmodiophoromycota, Acrasiomycota, Dictyosteliomycota |
| Подвижная стадия | отсутствует за исключением Chytridiomycota с 1 гладким жгутиком | двужгутиковая гетероморфная за исключением Hyphochytridiomycota с 1 перистым жгутиком | двужгутиковая изоморфная |
| Полисахаридный состав клеточной стенки | хитин + глюкан за исключением Zygomycota, где хитин + хитозан | целлюлоза + глюкан; у Hyphochytridiomycota целлюлоза + хитин; у Labyrinthulomycota целлюлозы нет | целлюлоза<br>целлюлоза<br>целлюлозы нет<br>целлюлозы нет |
| Синтез лизина | через α-аминоадипиновую кислоту | через диаминопимелиновую кислоту | — |

# Класс лабиринтуловые (Labyrinthulomycetes)

Характеристика класса соответствует характеристике отдела. Большинство лабиринтуловых — паразиты водорослей-макрофитов: ламинарий, ульв, высшего водного растения зостеры (*Zostera*). В основном это паразиты — убиквисты, т.е. виды с широкой экологической амплитудой. Среди них есть сапротрофы, использующие водные растения как опорный субстрат. Представитель группы *Labyrinthula macrocystis* (рис. 190) паразитирует на морской траве *Zostera marina*, вызывая ее гибель при массовом поражении (эпифитотиях). Вегетативное тело *L. macrocystis* — веретеновидные амёбы, одетые плазменным чехлом, который образуется за счет выделений из особых трубковидных клеточных органелл — ***сагеногенов***, характерных для этой группы организмов. Они открываются наружу и выделяют вещество, одевающее слизистым чехлом веретеновидную клетку — амёбу. Слизистые чехлы, или футляры, увеличиваются, сливаются в ходы, в которых перемещаются отдельные амёбы, размножающиеся делением. За счет этих клеточных делений и расширения системы слизистых ходов формируется сетчатый плазмодий, или эктоплазматическая сеть. Такие вегетативные тела находятся в тканях растения-хозяина. Слизистые чехлы переходят из клетки в клетку хозяина, и таким образом паразит распространяется в тканях или талломе хозяина. Амёбы могут выходить из чехлов, инцистироваться, т.е. образовывать плотную оболочку и превращаться в цисту.

Перед образованием зооспор амёбы собираются в группы в отдельных местах сети и несколько уменьшаются в размере, как бы сжимаются. Вокруг каждой группы формируется оболочка, в результате чего возникают специальные структуры — *сорусы*, клетки которых представляют собой ***спороцисты***. В спороцисте формируется по 6—8 и более двужгутиковых зооспор. Жгутики гетероморфные и гетероконтные. В основании жгутиков зооспоры имеют сагеногены и оранжевый

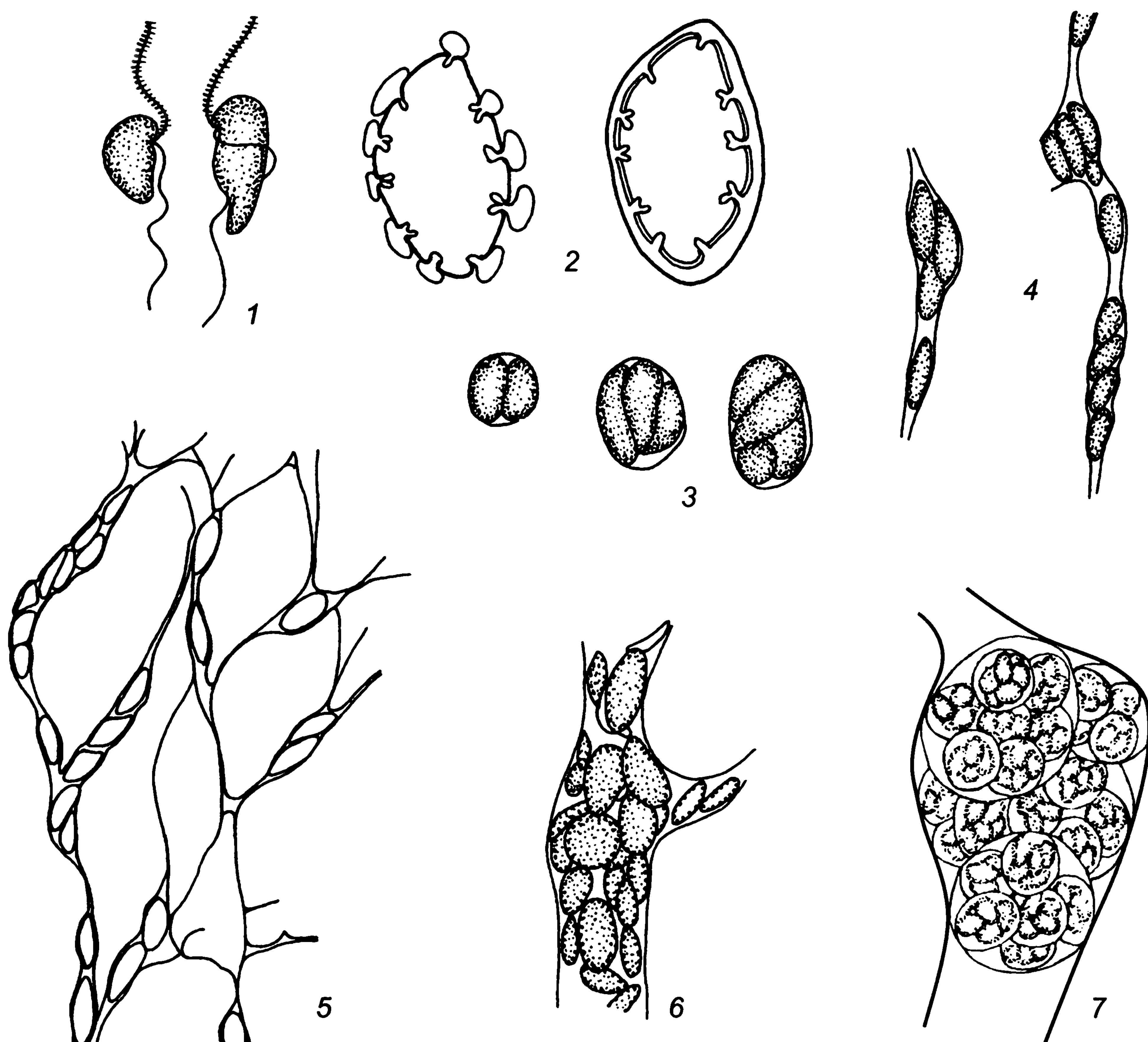



**Рис. 190.** Цикл развития *Labyrinthula*.

*1* — зооспоры; *2* — голые клетки, формирующие слизистый чехол; *3* — размножение инцистированных зооспор; *4* — начало образования сетчатого плазмодия и часть нити с веретеновидными клетками; *5* — фрагмент сетчатого плазмодия; *6* — начало образования спороцист; *7* — спороцисты с «пакетами» спор

глазок — ***стигму***. Зооспоры заражают новые растения-хозяева. Лабиринтуловые достаточно легко культивируются в лабораторных условиях.

## Класс траустохитридиомицеты (Thraustochytridiomycetes)

Сапротрофы на морских водорослях, реже паразиты. Таллом одноклеточный микроскопический, моноцентрический, т.е. ризомицелий отходит от одной клетки, содержащей ядро. Зооспоры гетероконтные, жгутики гетероморфные (один гладкий, другой перистый). В клетках присутствуют сагеногены, вследст-

вие этого они одеты слизистым чехлом и могут формировать эндоплазматическую сеть. От типичных лабиринтуломицетов их отличает отсутствие стигмы и вздутия у основания жгутика. В настоящее время в класс включают 9 родов и более 40 видов.

Представитель класса — *Thraustochytrium proliferum*, поселяющийся как сапротроф на поверхности таллома морской сифоновой водоросли бриопсис (*Bryopsis*). Вид эукарпический с моноцентрическим ризомицелием, т.е. имеется только одна клетка, содержащая ядро, которая в дальнейшем становится центром образования репродуктивных органов. Ризомицелий в их формировании не участвует. Попадая на поверхность растения-хозяина, зооспора образует ризомицелий, проникающий внутрь клеток. После периода вегетативного роста центральное тело особи (кроме ризомицелия) превращается в зооспорангий. Для данного вида характерна пролиферация зооспорангиев, причем она начинается до выхода зооспор (рис. 191).

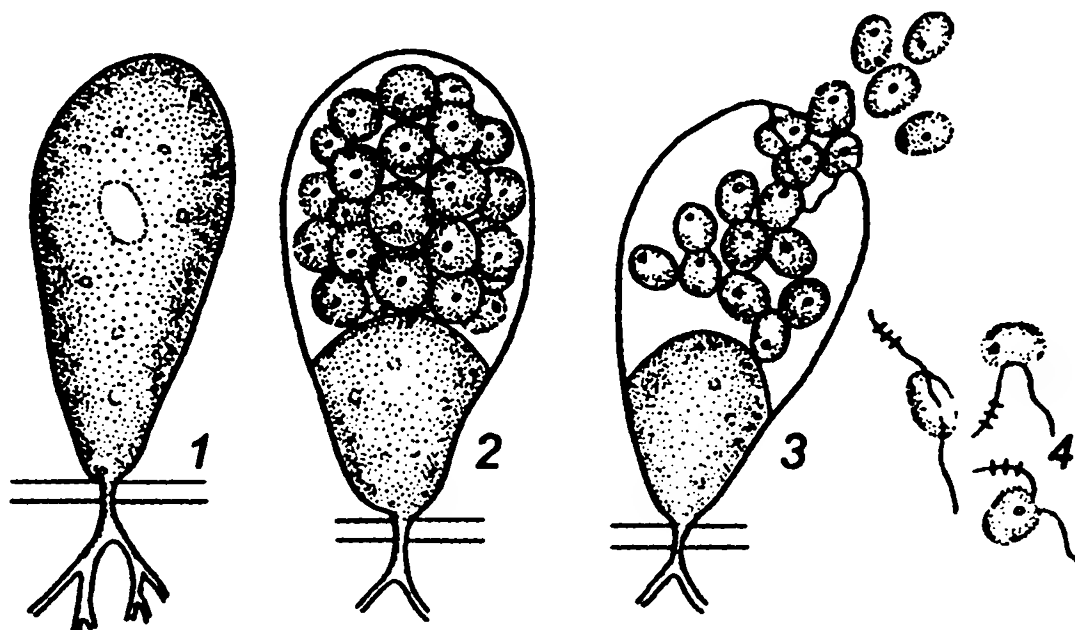



**Рис. 191.** Цикл развития *Thraustochytrium proliferum*.

*1* — таллом; *2* — образование зооспор и пролиферация таллома; *3* — выход зооспор; *4* — зооспоры

Отнесение траустохитриевых к отделу лабиринтуломикота остается дискуссионным, так как последние значительно отличаются от лабиринтуловых по молекулярной структуре генома. Ранее траустохитриевых относили к отделу Oomycota на основании строения жгутиков: направленного назад бичевидного — гладкого и направленного вперед — перистого.

## ОТДЕЛ ГИФОХИТРИДИОМИКОТА (HYPHOCHYTRIDIOMYCOTA)

Гифохитридиевые — водные грибы, в основном внутриклеточные паразиты зеленых и бурых водорослей, водных грибов и беспозвоночных животных. Немногие из них живут сапротрофно на растительных остатках в воде или влажной почве. Вегетативное тело микроскопических размеров представляет собой голый протопласт или у некоторых видов образуется зачаточный мицелий без собственных ядер — ***ризомицелий***. На подвижных стадиях (зооспоры, гаметы) имеется один передний перистый жгутик. В клеточных оболочках содержится полисахаридный комплекс — целлюлоза + хитин. В отдел входит один класс — Hyphochytridiomycetes, включающий около полутора десятков видов, объединенных в один порядок Hyphochytridiales.

Представитель класса — *Anisolpidium ectocarpi*, паразитирует на бурых водорослях рода *Ectocarpus* (рис. 192). Холокарпический вид без ризомицелия, т.е. все вегетативное тело идет на формирование репродуктивного органа — зооспорангия или гаметангия. Зооспоры, осев на клетке растения-хозяина, теряют

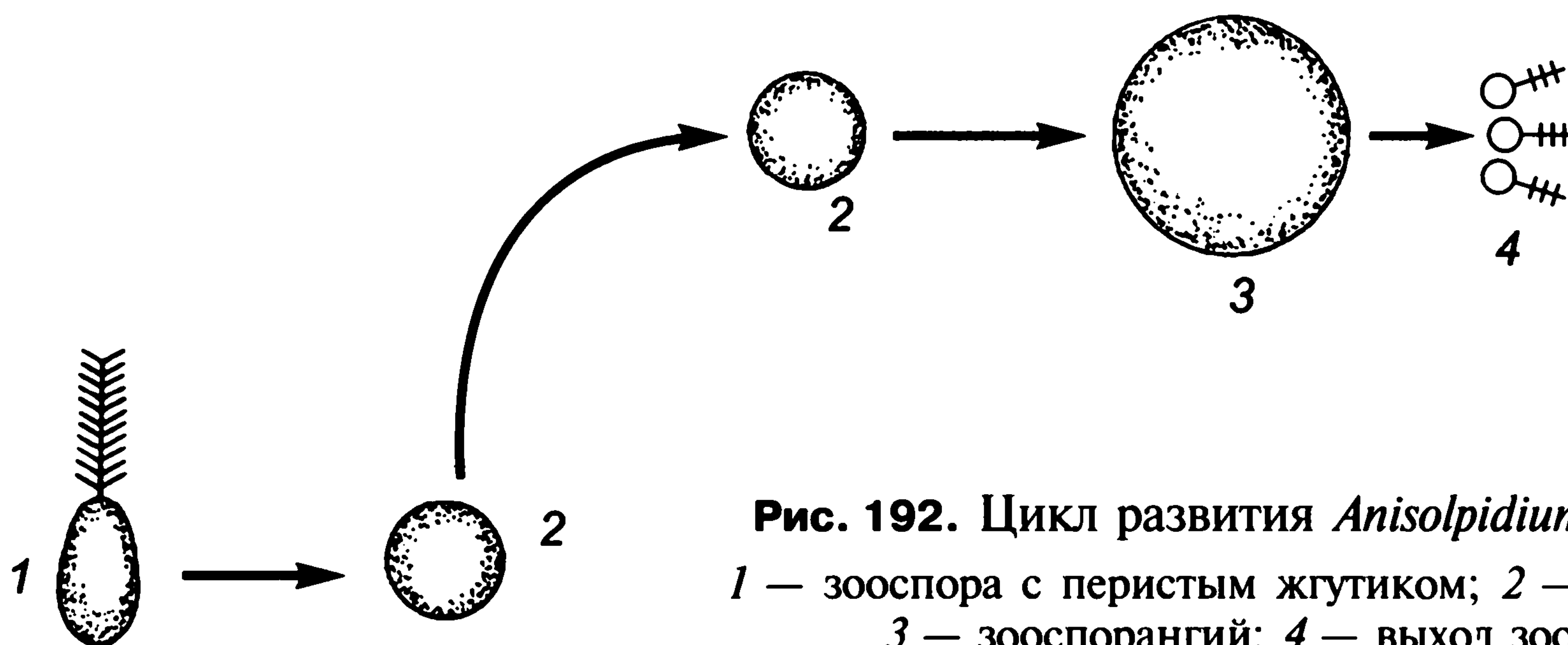



**Рис. 192.** Цикл развития *Anisolpidium ectocarpi.*
*1* — зооспора с перистым жгутиком; *2* — тело гриба; *3* — зооспорангий; *4* — выход зооспор

жгутики и переливают одноядерные протопласты в клетку хозяина — интраматрикальный таллом. Затем они разрастаются и образуют зооспоры, освобождающиеся после разрушения клеточной стенки растения-хозяина. Половой процесс — хологамия. При этом в клетке хозяина, инфицированной разными зооспорами, происходит попарное слияние протопластов паразита. Вслед за плазмогамией следует кариогамия, и диплоидное ядро делится первоначально митотически. Образовавшаяся зигота разрастается в многоядерную покоящуюся спору, которая, предположительно, после редукционного деления ядер превращается в зооспорангий.

Другой представитель гифохитридиомицетов — *Rhizidiomyces apophysatus* эукарпический вид с моноцентрическим ризомицелием, паразитирует на оогониях сапролегниевых грибов (рис. 193). Его зооспоры, оседая на клетке (оогонии) хозяина, инцистируются, т.е. одеваются оболочкой, и внедряют в клетку хозяина ризомицелий. Питаемая за счет ризомицелия основная экстраматрикальная часть паразита, т.е. находящаяся на поверхности субстрата, в данном случае на поверхности оогония сапролегнии, разрастается и превращается в зооспорангий с зооспорами.

Состав клеточной стенки и строение перистого жгутика сближают гифохитридиомикота и оомикота. Для гифохитридиомикота отмечается низкая ступень организации талломов, который остается на уровне ризомицелия и не дает начала более высокоорганизованным видам с настоящим мицелием.

## ОТДЕЛ ООМИКОТА (OOMYCOTA)

Подвижные стадии (зооспоры) двужгутиковые, гетероконтные, с гетероморфными (передний — перистый, задний — гладкий) жгутиками. Жгутики могут быть латеральными, но при этом перистый направлен вперед, а гладкий — назад. В клеточных стенках содержатся преимущественно полисахаридный комплекс глюкан—целлюлоза и редко — небольшое количество хитина (порядок Leptomitales). Запасное вещество — водорастворимый глюкан ***миколаминарин***. Гликоген, типичный для настоящих грибов, отсутствует.

Вегетативное тело у большинства видов — хорошо развитый неклеточный (несептированный) многоядерный мицелий, микро- и макроскопический. Вегетативная стадия диплоидная. Редукционное деление происходит перед образо-

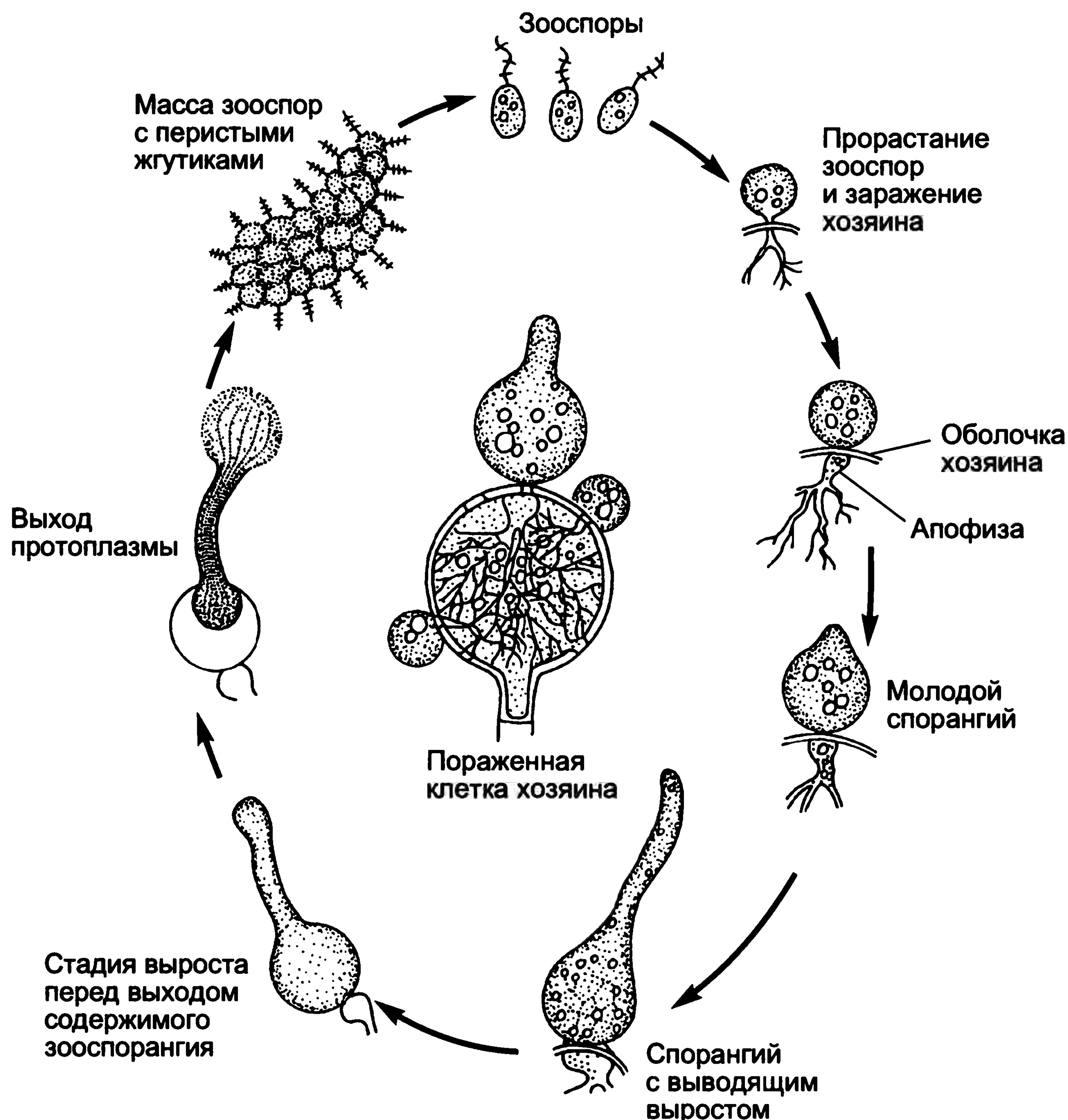



**Рис. 193.** Цикл развития *Rhizidiomyces apophysatus*

ванием половых элементов. Половой процесс — оогамия с дифференцированными половыми органами: оогонием и антеридием. Оогоний содержит много или одну яйцеклетку. В антеридии — многоядерное, не дифференцированное на сперматозоиды содержимое. Бесполое размножение двужгутиковыми зооспорами или, у немногих видов, конидиями. Синтез лизина идет через диаминопимелиновую кислоту.

Среди оомикота большую группу составляют водные грибы, растущие на растительных остатках, трупах водных животных. Есть среди них паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных, амфибий и рыб. Некоторые виды живут в почве. Большая группа видов этой группы относится к облигатным паразитам высших наземных растений.

Отдел Oomycota включает один класс Oomycetes, повторяющий признаки отдела, 10 порядков, выделяемых по уровню организации таллома и особенностям полового и бесполого спороношений. В пределах класса прослеживается эволюция, связанная с выходом представителей группы на сушу. Важнейшие порядки: Saprolegniales, Peronosporales, Leptomitales, Lagenidiales.

## ПОРЯДОК САПРОЛЕГНИЕВЫЕ (SAPROLEGNIALES)

У большинства этих типично водных грибов хорошо развит субстратный и воздушный мицелий. Наиболее широко распространены в природе виды семейства сапролегниевые (Saprolegniaceae): их насчитывается около 150 видов. Это преимущественно сапротрофы, развивающиеся на трупах беспозвоночных, икре рыб и лягушек, т.е. на органических остатках животного происхождения. Грибы этого семейства вызывают заболевание рыб, известное под названием «сапролегниоз». В природе и аквариумах, в водоемах со слабо текущей и недостаточно аэрируемой водой сапролегниевые грибы могут развиваться на икре рыб, мальках и взрослых ослабленных или пораненных рыбах, вызывая их гибель. Заболевание наносит большой ущерб при разведении таких ценных пород рыб, как осетровые, судак; он также часто оказывает вредное воздействие при аквариумном разведении декоративных рыб. Зооспоры сапролегниевых почти всегда присутствуют в воде различных, особенно стоячих водоемов. Если в такую воду поместить трупы насекомых (мух), личинки муравьев («муравьиные яйца»), кусочки белка вареного куриного яйца или семена конопли, то через 4—6 дней вокруг них уже будет заметен белый пушок — мицелий сапролегниевого гриба. Очень часто в таких случаях выделяются грибы рода сапролегния — *Saprolegnia* (рис. 194, *1—5*).




**Рис. 194.** *Saprolegnia.*

*1* — мицелий на трупе мухи; *2* — зооспорангий; *3* — выход зооспор; *4* — пролиферация зооспорангия; *5* — диморфизм зооспор: первичные и вторичные зооспоры, циста; *6* — оогоний с яйцеклетками и два антеридия (стадия оплодотворения)

Субстратный питающий мицелий состоит из коротких тонких гиф, а воздушный, окружающий субстрат мицелий — из длинных (до 1 см), толстых (100—200 мкм), маловетвящихся гиф. На их концах довольно быстро образуются цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся от несущей их гифы перегородкой.

Через отверстие на вершине зооспорангия выходят грушевидные зооспоры с двумя жгутиками на переднем конце. Поплавав некоторое время (в условиях эксперимента 30 мин), каждая зооспора останавливается, одевается оболочкой и переходит в состояние покоя, т.е. инцистируется. Затем ***циста*** прорастает в новую зооспору, но иного строения: почковидную, с двумя жгутиками, прикрепленными сбоку, — это явление диморфизма зооспор. Вторичные зооспоры обычно имеют значительно больший период двигательной активности, чем первичные, грушевидные, и, что особенно существенно в их биологии, они обладают определенным хемотаксисом, с помощью которого находят подходящий субстрат. Оседая на него, вторичные зооспоры прорастают в новый мицелий. У некоторых родов вторичные зооспоры в зависимости от условий могут повторно и даже несколько раз инцистироваться и вновь прорастать, т.е. обладают ***ди-*** и ***полипланетизмом***.

У других родов сапролегниевых грибов наблюдается последовательная редукция одной из двух стадий зооспор, чаще грушевидной, например у рода ахлия — *Achlya*, часто встречающегося вместе с сапролегнией. У *Achlya* грушевидные зооспоры, выйдя из зооспорангия, сейчас же одеваются оболочками, образуя скопление цист у отверстия зооспорангия. Новые зооспорангии у видов ахлия появляются обычно сбоку от основания опустевшего спорангия и затем сдвигают его в сторону, т.е. образуются симподиально (рис. 195, *1*). У видов рода диктиухус *Dictyuchus* зооспоры одеваются оболочкой еще в зооспорангиях. Сформировавшиеся в этих оболочках почковидные зооспоры выходят каждая из своего отверстия в оболочке зооспорангия, а пустые оболочки зооспор остаются внутри зооспорангия в виде сеточки, в связи с этим его называют «сетчатый зооспорангий». У видов этого рода зооспорангии обычно развиваются цепочкой один за другим (рис. 195, *2*). У рода *Aplanes* стадия зооспор полностью подавлена. Зооспоры здесь вообще не выходят

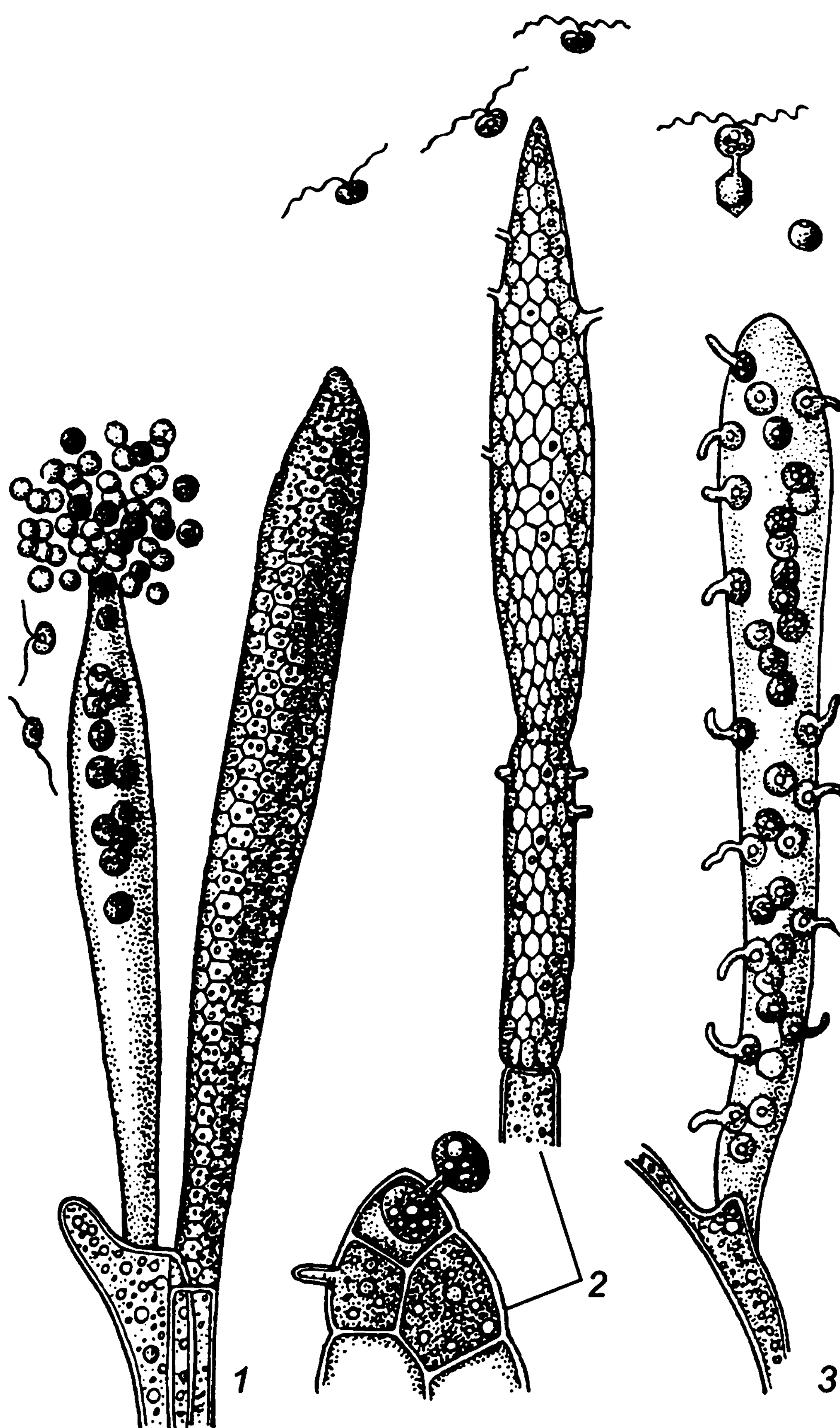



**Рис. 195.** Зооспорангии *Achlya* (*1*), *Dictyuchus* (*2*) и *Aplanes* (*3*)

из зооспорангия, а прорастают гифами, выходящими наружу через стенку зооспорангия (рис. 195, *3*). Чаще всего подвижная стадия зооспор подавлена или утрачена у видов, обитающих в почве, например у рода *Aplanopsis* (*A. terrestris*).

На гифах, расположенных ближе к субстрату, развиваются половые органы: оогонии и антеридии. Оогонии шаровидные, на короткой ножке, от которой отделены перегородкой. В оогонии обычно формируется несколько яйцеклеток, на образование которых идет весь протопласт. В его оболочке имеются поры, заметные в виде мелких колечек. Антеридии представляют собой небольшие многоядерные клетки, развивающиеся на вершине специальных гиф — антеридиальных ветвей (см. рис. 194, *6*).

Среди сапролегниевых грибов есть гомоталличные и гетероталличные виды. Антеридиальные ветви подрастают к оогонию. Антеридий плотно прикладывается к нему и через поры в оболочке оогония пускает в него оплодотворяющие выросты. Таким путем ядро и часть цитоплазмы антеридия попадают в яйцеклетку. Один антеридий может дать несколько оплодотворяющих выростов и оплодотворить несколько яйцеклеток. После оплодотворения развиваются ооспоры, одетые толстой оболочкой. Обычно такие ооспоры переходят в состояние покоя и могут переносить неблагоприятные условия (высыхание, зимовку и т.д.). Исследования последних 15—20 лет показывают, что у ряда оомицетов, в том числе и некоторых сапролегниевых, гаметическая редукция, т.е. мейоз, происходит в оогониях и антеридиях перед образованием гамет. Отсюда следует, что основную стадию жизненного цикла — вегетативную — и бесполое размножение они проходят в диплоидной, а не гаплоидной стадии, как предполагалось ранее. Вопрос требует дальнейшего изучения. Ооспоры после периода покоя прорастают в короткую гифу с зооспорангием на конце.

Некоторые виды сапролегниевых из родов лептолегния (*Leptolegnia*) и соммершторффия (*Sommerstorffia*) паразитируют на рачках, моллюсках, крабах, губках, коловратках (рис. 196). Летом 1950 и 1951 гг. отмечалась массовая гибель планктонного рачка *Eurytemora hirundoides* у шведского побережья Ботнического залива Балтийского моря, вызванная грибом *Leptolegnia baltica*. Это привело к значительному снижению промысла сельди, для которой эти планктонные организмы служат основной пищей, составляющей обычно более 50, а часто 80—90% всего зоопланктона.

Среди практически важных грибов порядка сапролегниевых нужно отметить род афаномицес — *Aphanomyces*, виды которого хотя и развиваются в почве, но сохраняют диморфизм зооспор. *A. cochlioides* вызывает заболевание высших растений, называемое «корнеедом», так как гриб развивается в основном в области корневой шейки. Основной вред этот гриб приносит в парниках, а в полевых условиях в основном поражает всходы таких культур, как свекла, люцерна, горох и т.д. Сапролегниевые грибы довольно легко культивируются, что позволило проводить с ними экспериментальные исследования. Классические работы с этой группой грибов были выполнены немецким ботаником С. Клебсом (Klebs) в конце XIX — начале XX в. Это позволило изучить их биологию, цикл развития, половой процесс и физиологию.

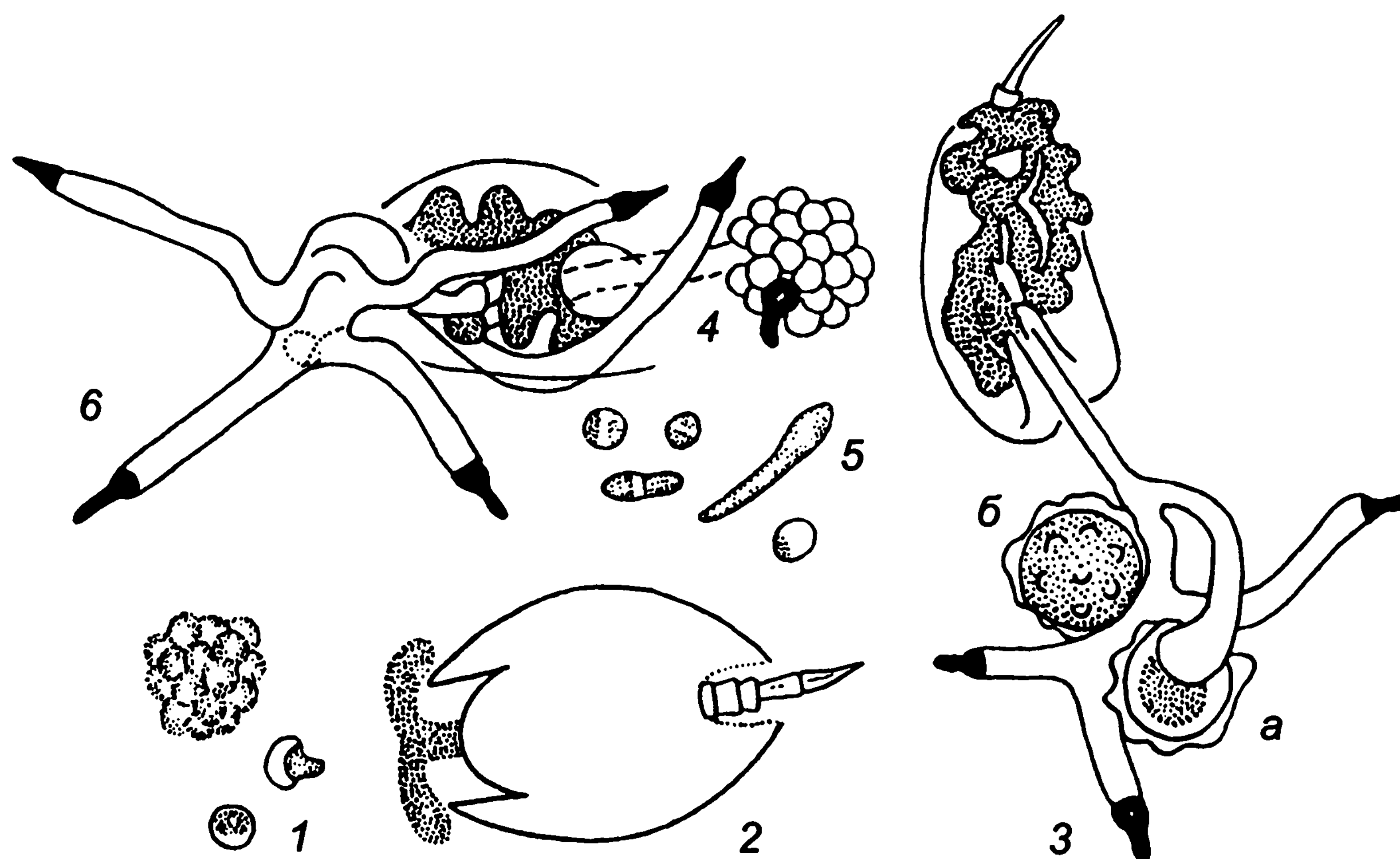



**Рис. 196.** Соммершторффия (*Sommerstorffia spinosa*) — паразит коловраток.

*1* — зооспоры; *2* — заглатывание спор гриба коловраткой; *3* — оогамный половой процесс (*а*) и ооспоры (*б*); *4* — прорастание зооспорангия; *5* — вторичные зооспоры; *6* — атакующие гифы

При оптимальных, постоянно возобновляемых источниках питания неограниченно долго происходит вегетативный рост гриба. Если его мицелий перенести в среду, бедную питательными веществами, то начинается процесс бесполого размножения и образуются зооспорангии. Внесение в среду некоторых питательных веществ, например аминокислот, в определенных концентрациях может вызвать половой процесс с образованием оогониев и антеридиев. Таким образом можно управлять процессом развития этих грибов.

## ПОРЯДОК ПЕРОНОСПОРОВЫЕ (PERONOSPORALES)

Пероноспоровые — самый большой порядок в классе оомицетов, насчитывающий более 300 видов из 20 родов, очень разнообразных по экологии: водных и наземных, сапротрофов и паразитов. Среди них преобладают паразиты высших растений. В этой группе можно проследить эволюцию от факультативного паразитизма к облигатному. Вегетативное тело представляет собой неклеточный хорошо развитый мицелий, на котором у большинства видов развиваются морфологически обособленные от мицелия спорангиеносцы с различным типом ветвления (рис. 197). Зооспорангии овальные, яйцевидные или шаровидные. Зооспоры только почковидного типа с двумя боковыми жгутиками, один из которых, перистый, направлен вперед, а другой, гладкий, — назад.

Половой процесс — типичная оогамия. В отличие от сапролегниевых в оогонии формируется всего одна яйцеклетка, и часть его содержимого остается в виде ***периплазмы***, окружающей яйцеклетку. Образование периплазмы можно рассматривать как прогрессивный признак в эволюции этого класса, так как она обеспечивает лучшее развитие ооспоры и ее оболочки (рис. 198).

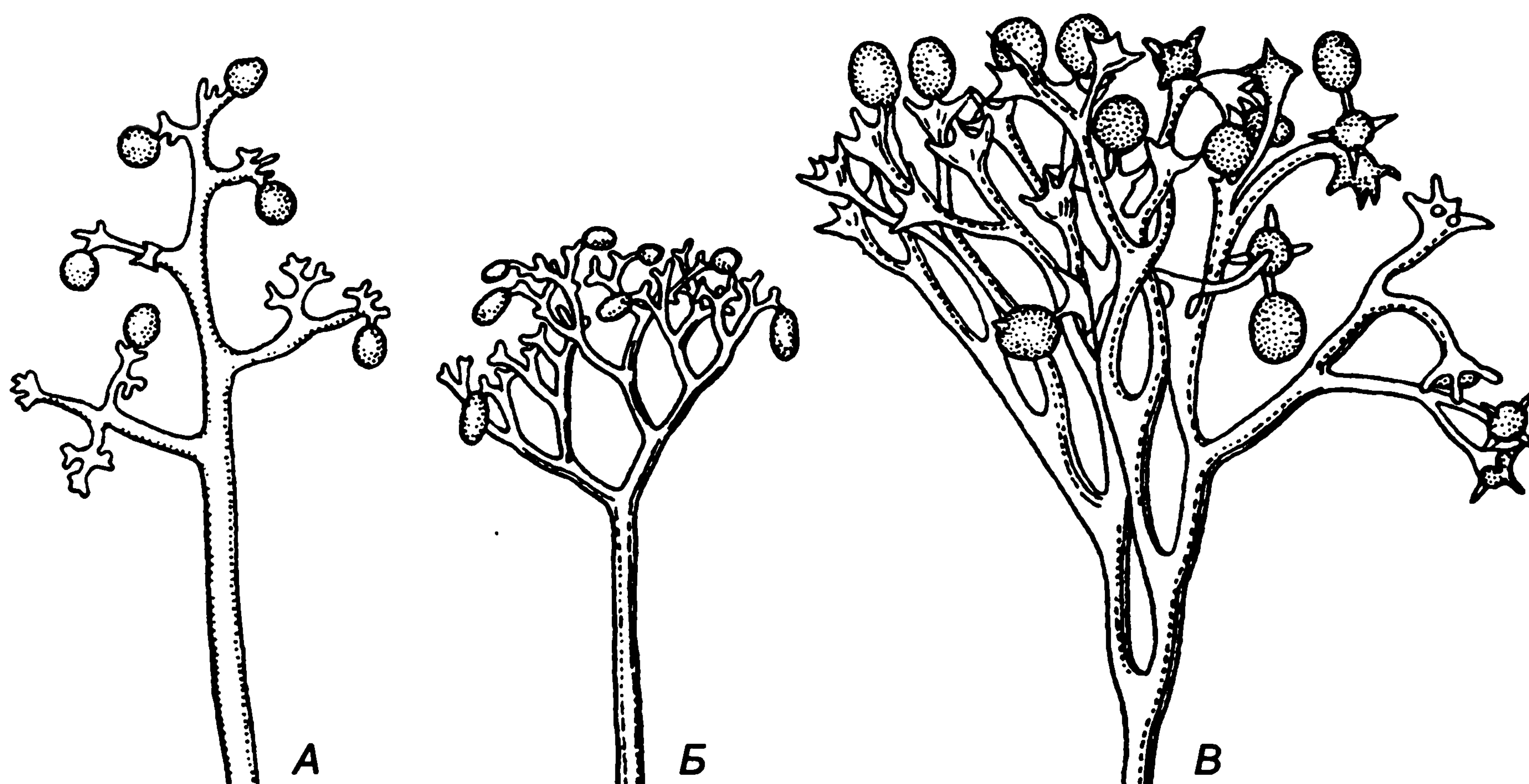



**Рис. 197.** Спороносцы пероноспоровых грибов.
*А — Plasmopara*; *Б — Peronospora*; *В — Bremia*

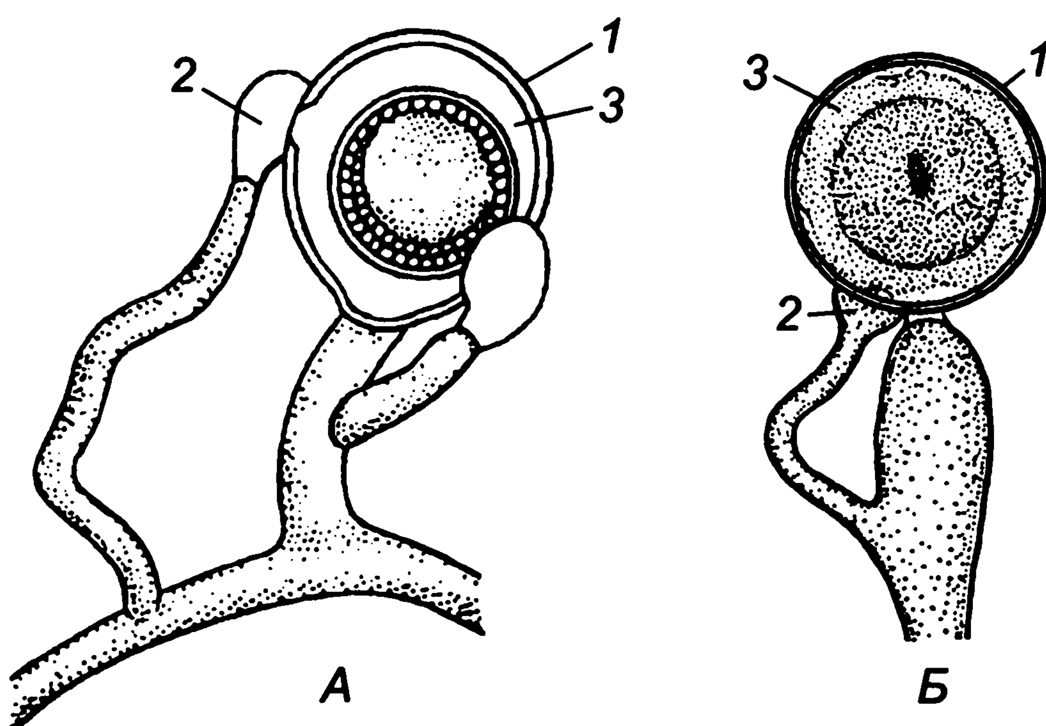



**Рис. 198.** Оогоний (*1*), антеридий (*2*) и периплазма (*3*).
Peronosporales (*А*) и Leptomitales (*Б*)

В эволюции пероноспоровых грибов хорошо прослеживаются два направления, или две тенденции: первая связана с выходом на сушу, вторая — с переходом от сапрофитизма к паразитизму на высших растениях. В результате выхода на сушу зооспоры постепенно заменяются конидиями, а в результате приспособления к паразитизму возникают специализированные приспособления к паразитному питанию — гаустории, характерные для облигатных паразитов.

По строению спорангиеносцев и способам прорастания зооспорангиев порядок подразделяют на 4 семейства.

**Семейство питиевые (Pythiaceae)** объединяет в основном водные и почвенные грибы, среди которых факультативные паразиты наземных растений, развивающиеся в условиях повышенной влажности.

Виды рода питиум (*Pythium*) имеют очень тонкий мицелий, спорангиеносцы мало отличаются от гиф, зооспорангии цилиндрические, прорастают прямо на мицелии особым пузырем, в котором и формируются зооспоры (рис. 199). *P. debaryanum* — возбудитель «корнееда», паразитирует на корнях сеянцев древесных пород и рассаде многих сельскохозяйственных растений (свекла, капуста, огурец, табак, кукуруза и др.). Мицелий гриба проходит через клетки растения-хозяина и быстро их убивает. При этом происходит утончение и почернение

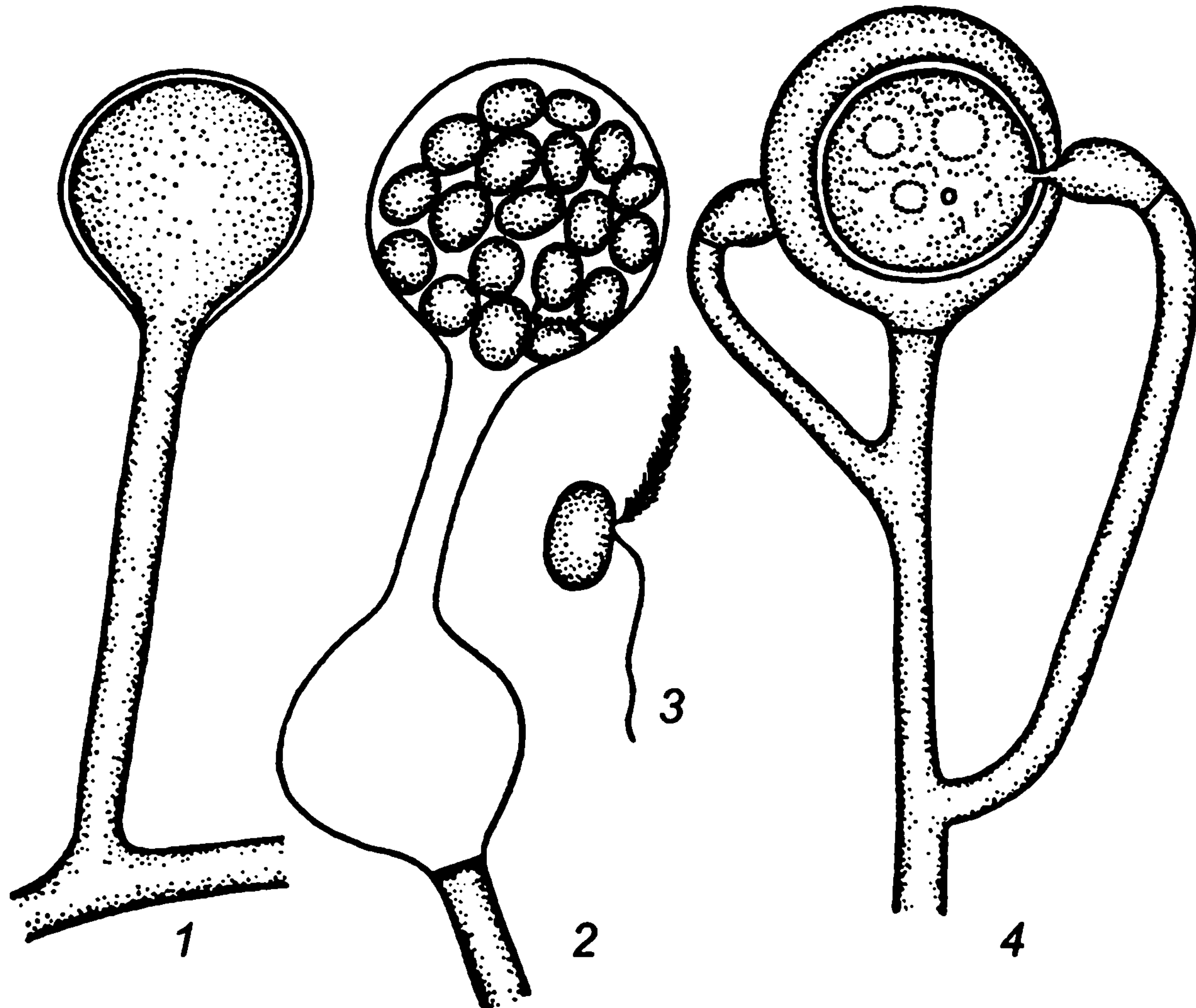



**Рис. 199.** *Pythium debaryanum.*
*1* — молодой зооспорангий; *2* — прорастание зооспорангия; *3* — зооспора;
*4* — половой процесс (оогоний с яйцеклеткой и два антеридия)

основания стеблей и растение гибнет. *P. irregulare* поражает сахарную свеклу в течение всей вегетации, вызывая черный сосудистый некроз, проявляющийся в отмирании сосудов листьев и корней. Он поражает также всходы древесных пород, особенно в питомниках.

**Семейство фитофторовые (Phytophthoraceae)** включает около 70 видов, объединяемых в один род фитофтора (*Phytophthora*). Спорангиеносцы обычно хорошо отличимы от мицелия, ветвятся симподиально. Зооспорангии лимоновидные или яйцевидные, с сосочком на вершине, который у части видов вскрывается крышечкой (рис. 200, *1—5*). Зооспорангии обычно спадают с несущих их спорангиеносцев и распространяются ветром и токами воды. Зооспорангий прорастает зооспорами, которые выходят по одной или иногда сначала одеты общим пузырем. Такое прорастание имеет место при наличии капельно-жидкой воды. При ее отсутствии и высокой температуре зооспорангий прорастает как отдельная экзогенная спора — конидия, непосредственно в гифу, что рассматривается как приспособление к наземному образу жизни. Поэтому спорангиеносцы и спорангии пероноспоровых (кроме семейства питиевых) называют конидиеносцами и конидиями соответственно.

Виды рода фитофтора могут существовать сапротрофно, но чаще паразитируют на растениях. Они имеют очень важное практическое значение, особенно так называемый «картофельный» гриб *P. infestans*, паразитирующий на картофеле и томатах и вызывающий опаснейшее заболевание — фитофтороз. Этот гриб причиняет большой ущерб не только при выращивании, но и при хранении

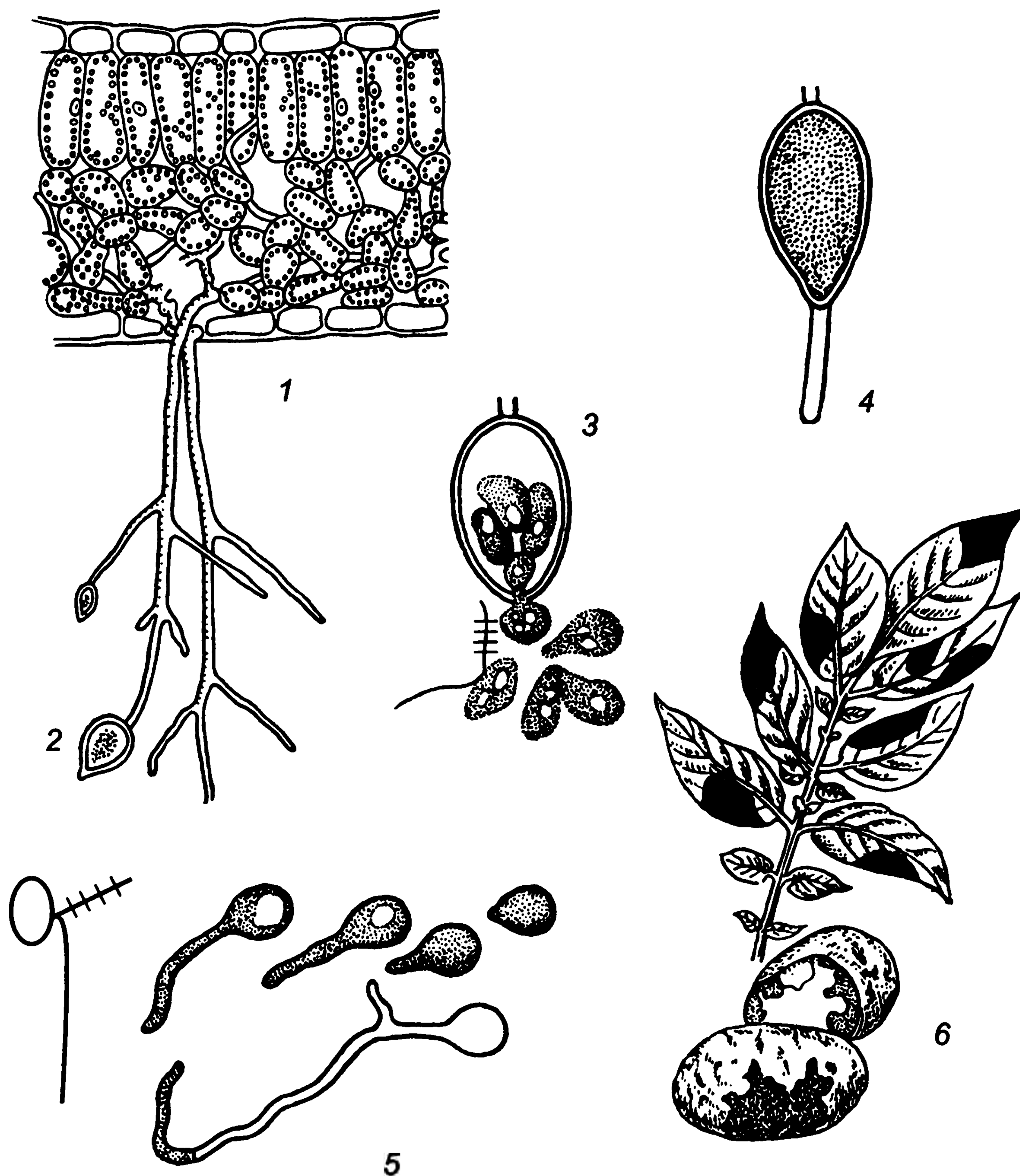



**Рис. 200.** Картофельный гриб *Phytophthora infestans.*

*1* — спорангиеносцы (конидиеносцы), высовывающиеся через устьица листа; *2* — спорангий (конидия); *3* — прорастание спорангия зооспорами; *4* — прорастание спорангия в гифу; *5* — зооспора и ее прорастание; *6* — пораженные листья и клубни картофеля

картофеля (рис. 200, *1—6*). Гриб поражает листья и клубни картофеля. Мицелий идет по межклетникам, пуская внутрь клеток хозяина специализированные питающие ответвления — гаустории, но может пробивать и стенки клеток, вызывая быстрое отмирание тканей растения-хозяина, что проявляется в появлении на пораженных фитофторозом листьях картофеля бурых пятен. С нижней стороны пораженного листа в области пятен виден беловатый налет, состоящий из пучков спорангиеносцев со спорангиями (или конидиями), которые высовываются из устьиц. Образование ооспор в тканях отмерших листьев у *P. infestans* наблюдается редко. Гриб гетероталличен.

Паразит был завезен в Европу из Южной Америки вместе с картофелем в 30-е годы XIX столетия и уже в 1845 г. вызвал первое массовое заболевание, ***эпифитотию***, этой культуры. Вспышки заболевания наблюдаются и в настоящее время. Один из основных способов борьбы с ним — выведение устойчивых к фитофторозу сортов картофеля и томатов.

**Семейство пероноспоровые (Peronosporaceae)** включает наземных облигатных паразитов высших растений. Конидиеносцы резко отличаются по морфологии от мицелия, определенным образом ветвятся (см. рис. 197). Спорангии отделяются от спороносца и распространяются всегда как отдельная спора — конидия, прорастают они у разных родов по-разному: зооспорами или гифой. Мицелий межклеточный, с гаусториями. Конидиеносцы с конидиями выходят пучками из устьиц обычно на нижней стороне пораженных листьев, образуя беловатый налет, особенно обильный во влажную прохладную погоду. За такой характер поражения грибы этого порядка получили название ложных мучнисторосяных грибов, или ложная мучнистая роса. Оогонии, антеридии и ооспоры формируются в межклетниках растения-хозяина в основном на уже отмерших частях растений. Разграничение родов основано на типах ветвления конидиеносцев.

Род плазмопара (*Plasmopara*) имеет моноподиально ветвящиеся конидиеносцы (см. рис. 197, *1*). *P. viticola* паразитирует на винограде, вызывая одно из наиболее вредоносных заболеваний этой культуры, известное под названием «милдью», или ложная мучнистая роса. Поражаются листья, усики, ягоды и молодые побеги. Ооспоры зимуют в отмершей ткани листьев и ягод. Родина плазмопары виноградной Америка, откуда гриб был завезен в Европу еще в прошлом веке. Способ борьбы — многократное опрыскивание плантаций винограда бордосской жидкостью (смесь медного купороса со свежегашеной известью).

Уже в XX в. из Северной Америки был завезен другой фитопатогенный гриб этого рода, *P. helianthi*, паразитирующий на подсолнечнике.

Род пероноспора (*Peronospora*) имеет дихотомически ветвящиеся конидиеносцы и конидии, всегда прорастающие в гифу. Включает очень много опаснейших, наносящих огромный вред паразитов сельскохозяйственных растений: *P. tabacina* паразитирует на табаке; *P. schachtii* — на свекле; *P. destructor* — на луке; *P. pisi* — на горохе и т.д. (см. рис. 197).

**Семейство альбуговые (Albuginaceae)**, как и предыдущее, включает облигатных паразитов высших растений, но их конидии образуются цепочками на коротких булавовидных конидиеносцах, расположенных палисадным слоем под эпидермисом растения-хозяина (рис. 201). По мере нарастания цепочек давление на эпидермис увеличивается, он разрывается и конидии, отрываясь от цепочки, разносятся токами воздуха. Прорастают они зооспорами. Вид *Albugo candida* паразитирует на растениях семейства крестоцветных, вызывая на стеблях и листьях беловатые вздутые пятна.

Порядок пероноспоровые — самый большой по числу видов и важнейший в практическом отношении в классе оомицетов.

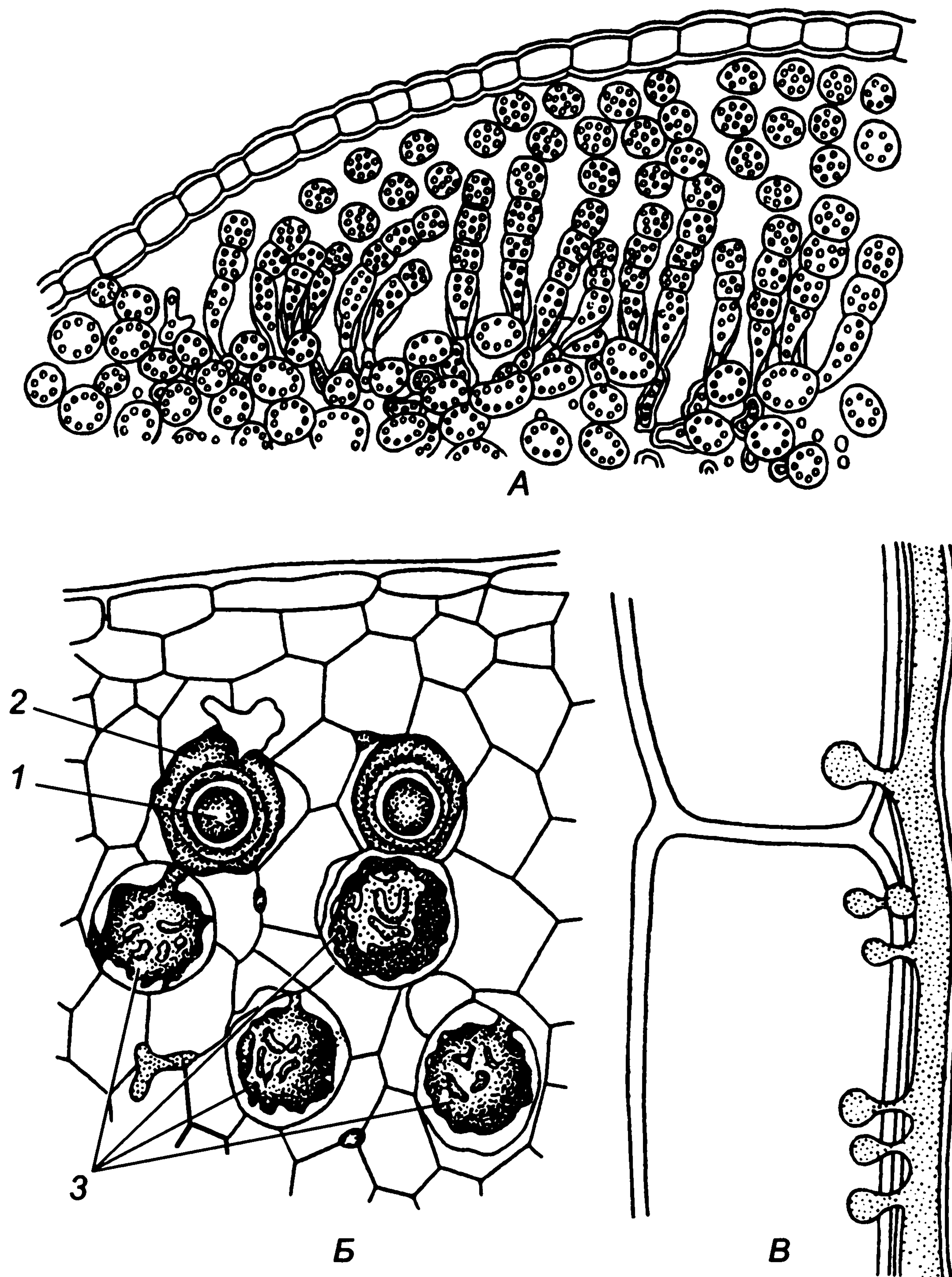



**Рис. 201.** *Albugo candida.*

*А* — спорангиеносцы со спорангиями под эпидермисом растения; *Б* — оогонии (*1*), антеридии (*2*) и ооспоры (*3*) в тканях растения-хозяина; *В* — мицелий и гаустории в тканях растения

## ПОРЯДОК ЛЕПТОМИТОВЫЕ (LEPTOMITALES)

Включает всего 20 видов из 8 родов, в основном сапротрофов, обитающих на растительных остатках в пресных водоемах, особенно загрязненных органическими веществами. Их мицелий имеет характерные перетяжки, или псевдосепты, придающие гифам септированный вид. Зооспорангии шаровидные или реже цилиндрические. В оогонии одна яйцеклетка с периплазмой, что сближает эту группу грибов с пероноспоровыми. Репродуктивные органы часто располага-

ются на ножках. Для части видов известен диморфизм зооспор, как у сапролегниевых. *Leptomitus lacteus* — широко распространенный вид, часто встречающийся в сточных сильнозагрязненных водах (полисапроб) (рис. 202). Из конечных участков его тонкого мицелия или из участков гиф на некотором протяжении образуются зооспорангии, иногда один за другим. Половой процесс у этого вида неизвестен. Гриб не может усваивать аммонийный азот, а источником углерода для него служат аминокислоты. При обильном развитии гриба мицелий забивает водоочистные сооружения, орудия лова рыб, чем наносит определенный вред.

У видов рода *Rhipidium* имеется осевая часть в виде крупных цилиндрических или округлых клеток с ризоидами внизу и ветвями наверху. На этих ветвях располагаются овальные зооспорангии, шаровидные оогонии и ооспоры и мелкие слегка вытянутые клеточки-антеридии (рис. 203). Таким образом, у видов этого рода появляется морфофункциональная дифференцировка таллома, где ризоиды выполняют функции укрепления на субстрате и частично питания, осевая часть — опорную и питательную функции, а верхушечные ветви таллома выполняют генеративные функции. Виды рода рипидиум растут на поверхности разлагающихся плодов, попавших в воду или находящихся в условиях переувлажнения.

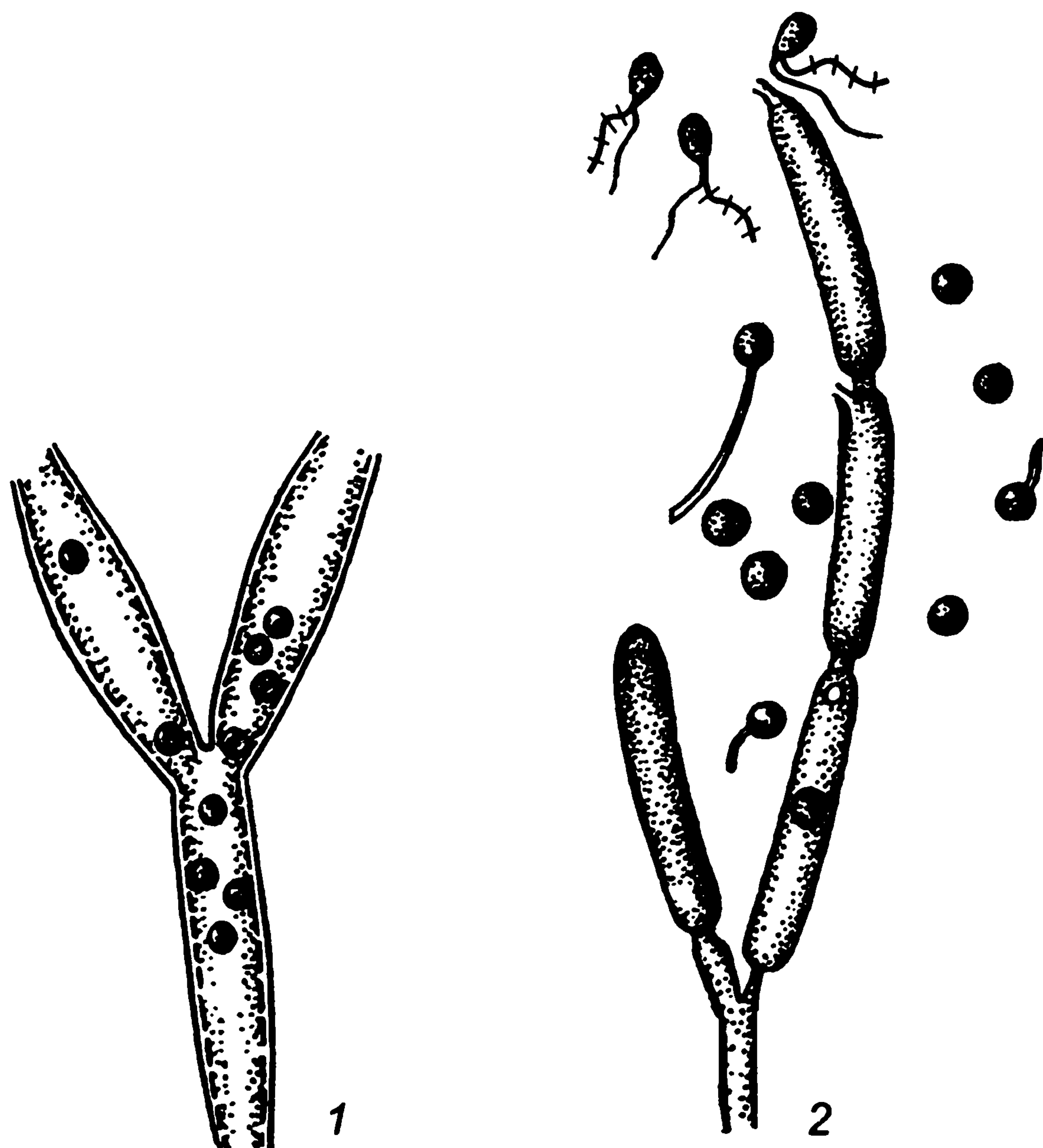



**Рис. 202.** *Leptomitus*: мицелий с перетяжками (*1*), зооспорангий и выход зооспор (*2*)

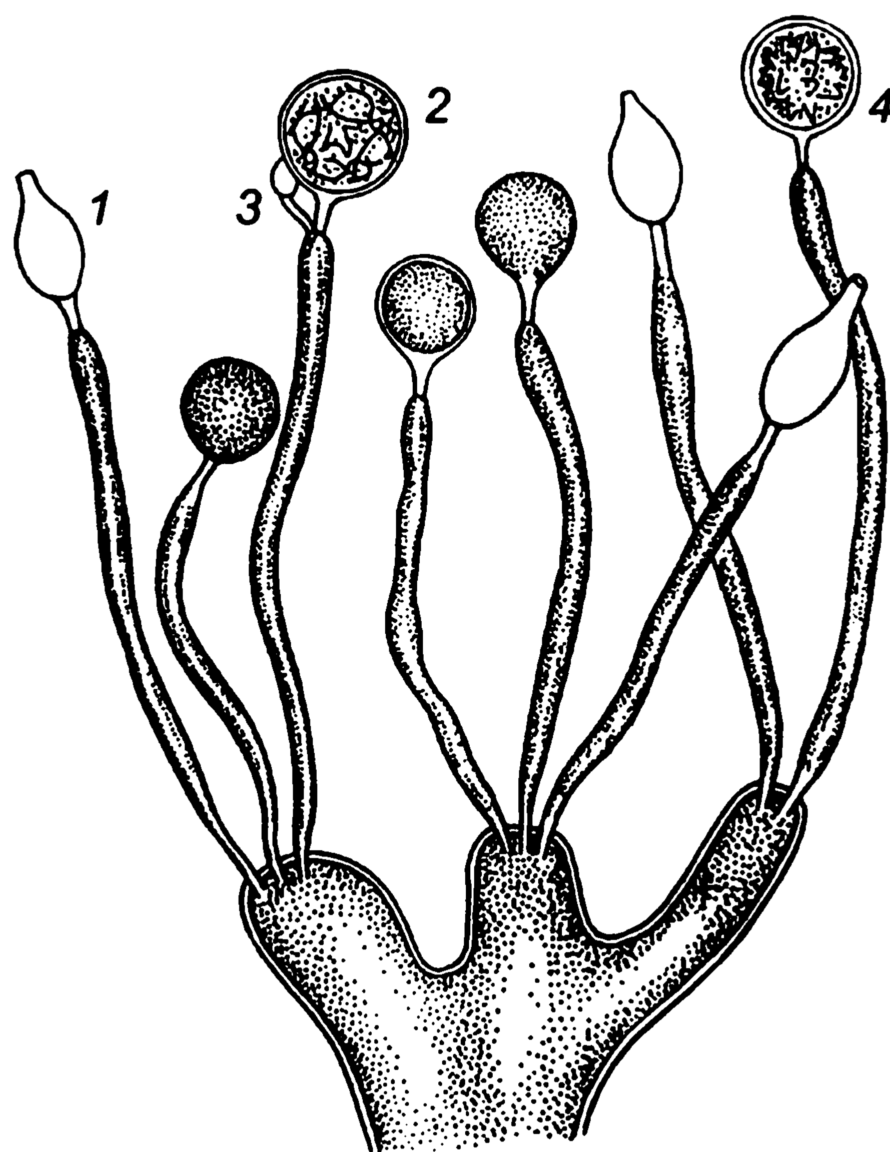



**Рис. 203.** *Rhiphidium*: таллом с зооспорангиями (*1*), оогониями (*2*), антеридиями (*3*), ооспорами (*4*)

## ПОРЯДОК ЛАГЕНИДИЕВЫЕ (LAGENIDIALES)

Включает около 80 видов из 15 родов, которые, за небольшим исключением, являются облигатными внутриклеточными паразитами водных оомицетов, водорослей, ракообразных, моллюсков, насекомых (личинок комаров). Мицелий короткий, слаборазвитый, что, вероятно, связано с внутриклеточным паразитизмом, зооспоры почковидные. Паразитирующий вид *Lagenidium rabenhorstii* часто встречается в клетках спирогиры и других нитчатых водорослей из порядка Zygnematales (рис. 204).

При сравнении таксономически значимых признаков представителей отделов Hyphochytridiomycota и Oomycota прослеживается их значительное сходство, выражающееся в наличии перистого жгутика, целлюлозы, трубчатом строении крист митохондриев, типе синтеза триптофана, молекулярной структуре рибосомной РНК. Это, на наш взгляд, можно считать достаточным основанием для

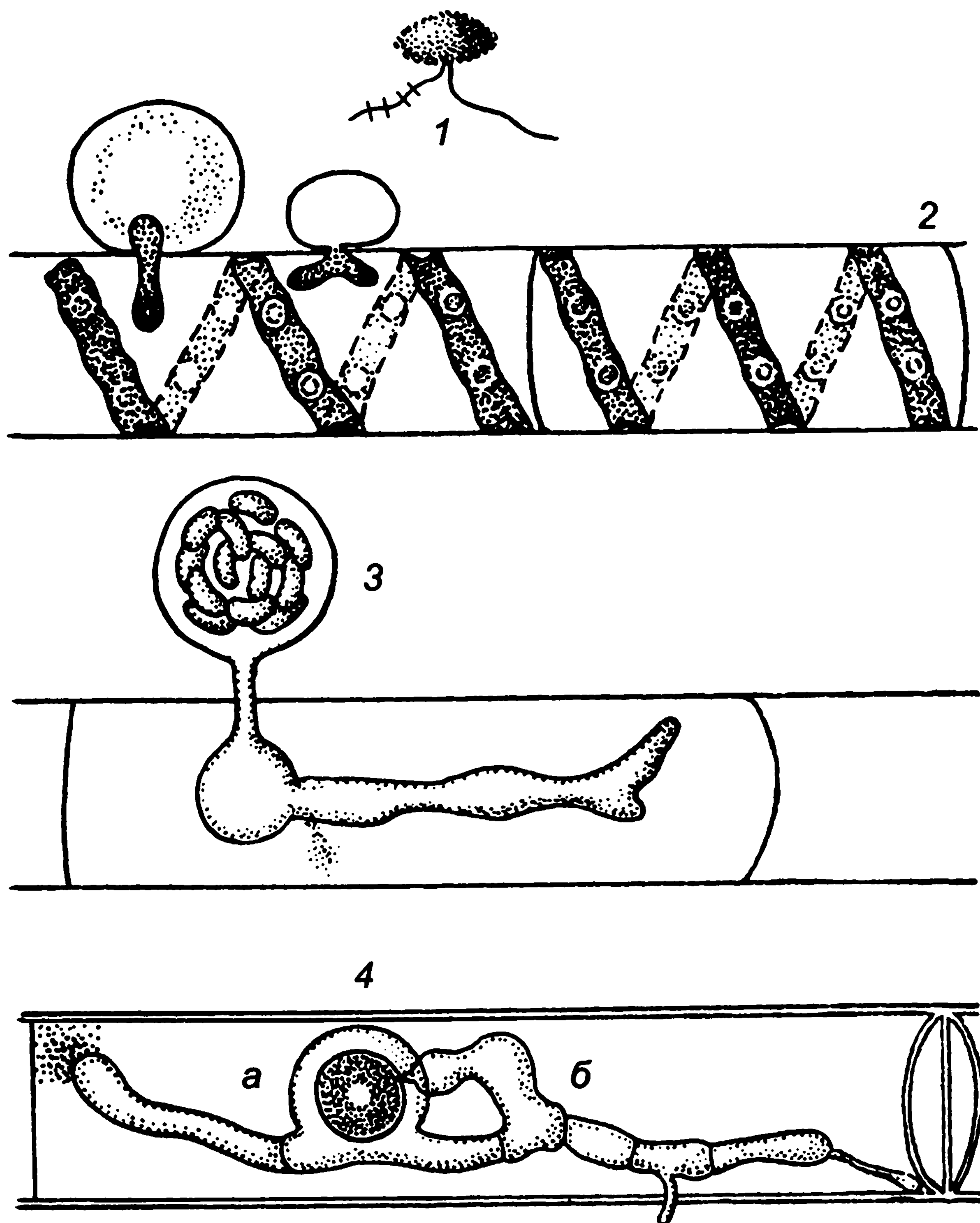



**Рис. 204.** *Lagenidium rabenhorstii* в клетках *Spirogyra*.

*1* — зооспора; *2* — проникновение паразита в клетку; *3* — образование и выход зооспор; *4* — половой процесс: *а* — оогоний, *б* — антеридий

включения гифохитридиомицетов в ранг класса в отдел Oomycota, как это имеет место в системах Л. Олайва (1975) и Л.В. Гарибовой (1980). Потерю в цикле развития или в определенных экологических условиях одного (гладкого) жгутика, наблюдающуюся среди низших эукариот, например у зооидов (*Diatomeae*), и наличие хитина, что иногда встречается и среди оомицетов, по нашему мнению, вряд ли можно считать достаточным основанием для выделения гифохитридиомицетов в самостоятельный отдел.

## НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ (FUNGI, MYCOTA, MYCETALIA)

В состав клеточной стенки у настоящих грибов как основной компонент входит хитин в сочетании с глюканом, маннаном или, в отделе Zygomycota (зигомикота), с хитозаном. Подвижные стадии (зооспоры, гаметы) в цикле развития имеются только у представителей отдела Chytridiomycota (хитридиомикота). В последнем случае они имеют один гладкий бичевидный жгутик, направленный назад. Биосинтез лизина идет через α-аминоадипиновую кислоту. Царство настоящие грибы включает 4 отдела, предположительно филогенетически связанные между собой (табл. 6).

Грибы, входящие в отделы хитридиомикота (Chytridiomycota) и зигомикота (Zygomycota), имеют вегетативное тело, состоящее из неклеточного мицелия. У представителей отделов аскомикота (Ascomycota), базидиомикота (Basidiomycota) и группы митоспоровых грибов (mitosporic fungi) (Dictionary..., 1995) или анаморфных грибов (anamorphic fungi) (Dictionary..., 2001) тело образовано клеточным мицелием.

Общие признаки отделов настоящих грибов представлены в табл. 5 (см. с. 297).

*Таблица 6*

**Отделы и классы отделов настоящих грибов (Mycota, Fungi) в изданиях «Словаря грибов» (Dictionary of the Fungi) 1995 и 2001 гг.**

| Отдел | Класс (1995) | Класс (2001) |
|---|---|---|
| Chytridiomycota | Chytridiomycetes | Chytridiomycetes |
| Zygomycota | Zygomycetes<br>Trichomycetes | Zygomycetes<br>Trichomycetes |
| Ascomycota | Классы не обозначены | Ascomycetes<br>Neolectomycetes<br>Pneumocystidomycetes<br>Saccharomycetes<br>Schizosaccharomycetes<br>Taphrinomycetes |
| Basidiomycota | Basidiomycetes<br>Teliomycetes<br>Ustomycetes | Basidiomycetes<br>Urediniomycetes<br>Ustilaginomycetes |
| Митоспоровые (анаморфные) грибы | Классы не обозначены | Классы не обозначены |

# ОТДЕЛ ХИТРИДИОМИКОТА (CHYTRIDIOMYCOTA)

Отдел содержит один класс хитридиомицеты (Chytridiomycetes), включающий около 100 родов и 1000 видов. В цикле развития имеются подвижные стадии с одним гладким бичевидным жгутиком, направленным назад. В полисахаридный состав клеточной стенки входит комплекс хитин—глюкан. В пределах группы прослеживается эволюция таллома от голой плазменной массы — амёбоида, через одноклеточные формы с ризомицелием к хорошо развитому неклеточному мицелию с морфофункциональной дифференцировкой его ветвей на ризоидальную, осевую и репродуктивную части. Виды с ризомицелием могут быть ***моно-*** и ***полицентрическими***, т.е. иметь один или несколько центров формирования генеративных органов (зооспорангиев или гаметангиев).

Половой процесс — холо-, изо-, гетеро- и оогамия. Бесполое размножение одножгутиковыми зооспорами.

Представители класса связаны в основном с водной средой обитания. Большинство из них — паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных. Есть наземные почвенные виды, паразитирующие на высших растениях в условиях повышенной влажности. Значительно меньшую часть составляют сапротрофы, поселяющиеся в воде на растительных и животных остатках.

В состав класса включают 6 порядков, выделяемых в основном по уровню организации таллома и типу полового процесса. При выделении порядков хитридиомицетов в настоящее время существенное значение придается ультраструктурным особенностям зооспор: конфигурации митохондриев, расположению рибосом и микротрубочек, наличию и расположению липидных глобул, особенностям жгутикового аппарата (см. рис. 214).

Основные порядки: Chytridiales, Blastocladiales, Monoblepharidales.

## ПОРЯДОК ХИТРИДИЕВЫЕ (CHYTRIDIALES)

Включает виды, имеющие микроскопический таллом, который представлен амёбоидом или клеткой с ризомицелием. Бесполое размножение — зооспорами, половое — изо- или гетерогамия. Сюда входят паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных и высших растений. Немногие — сапротрофы в воде. Это самый большой порядок в классе, объединяющий около 400 видов из 80 родов.

У видов рода ольпидиум (*Olpidium*) таллом примитивный, в виде амёбоида, который, одеваясь оболочкой, целиком превращается в один зооспорангий. Хорошо изучен характерный (в общих чертах) для порядка цикл развития *O. viciae* — вида, паразитирующего на корнях, листьях и стеблях горошка *Vicia unijuga* (рис. 205). Одноядерная зооспора, попав на растение, теряет жгутик, ползает амёбообразно, затем одевается оболочкой и переливает свое содержимое в эпидермальную клетку хозяина. Здесь тело паразита разрастается, становясь многоядерным за счет повторных митотических делений исходного ядра зооспоры, затем превращается в зооспорангий, одеваясь оболочкой. Его содержимое

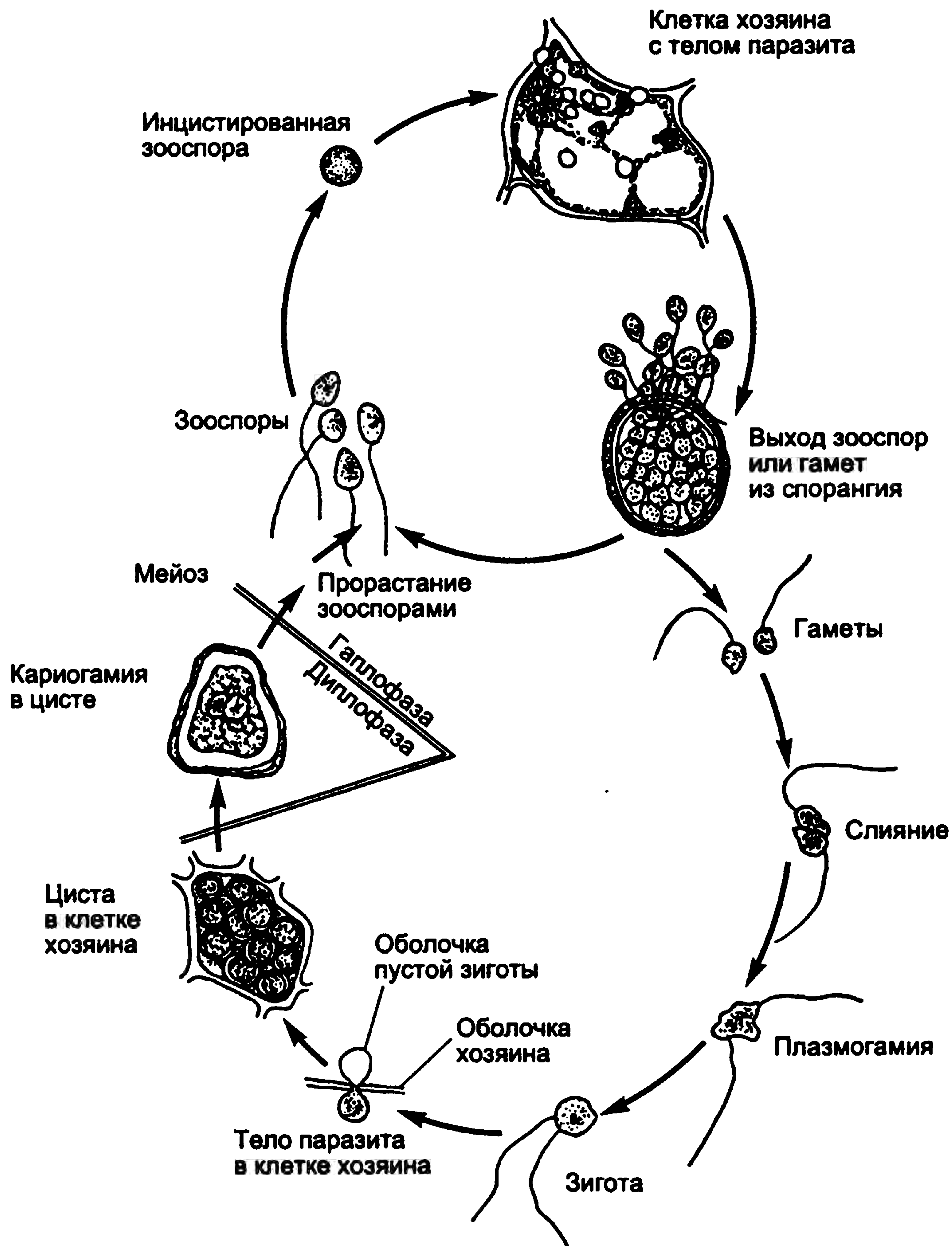



**Рис. 205.** Цикл развития *Olpidium viciae*

распадается по числу ядер на зооспоры. Такой цикл может повторяться в течение лета. Его продолжительность 5—10 дней. При задержке прорастания спорангия или в условиях голодания зооспоры, вышедшие из зооспорангия, функционируют как гаметы. Они попарно сливаются, образуя двужгутиковую подвижную планозиготу, которая переливает свое содержимое в эпидермальную клетку растения-хозяина. Здесь образуется двухъядерная зигота, которая одевается толстой двухслойной оболочкой, превращаясь в цисту. После периода покоя (зимовки) ядра цисты сливаются. Диплоидное ядро делится мейотически, затем следует ряд митозов, после чего циста прорастает в зооспорангий с зооспорами. Таким

образом, у *O. viciae* имеются половой процесс и бесполое размножение со сменой ядерных фаз, где преобладает гаплоидное состояние.

Близкий вид *O. brassicae* (рис. 206) паразитирует на рассаде капусты, особенно в парниках, вызывая заболевание — «черную ножку». Гриб поражает корни и корневую шейку рассады, особенно в условиях загущенных посевов и избыточной влажности. Цикл развития в общих чертах сходен с ольпидиум. Зооспорангии расположены более глубоко в клетках растения-хозяина. Поэтому они образуют длинные выводные трубки для выхода зооспор.

Род синхитриум (*Synchytrium*) отличается от предыдущего тем, что из его многоядерного разросшегося в ткани хозяина амёбоида образуется ***сорус*** (собрание) зооспорангиев. Виды этого рода паразитируют на высших растениях, вызывая образование небольших галлов на листьях и стеблях различных растений или опухоли на корнях, клубнях и столонах картофеля (рис. 207). Бытовое название последнего заболевания — рак картофеля (*S. endobioticum*). Болезнь относится к числу карантинных заболеваний. Образование опухоли происходит за счет интенсивного деления и разрастания клеток растения-хозяина под действием внедрившегося в ткань паразита. Потери урожая от рака могут составлять 40—60%. Основные меры борьбы — выведение устойчивых сортов, правильный севооборот. Виды родов ольпидиум и синхитриум могут быть переносчиками вирусов растений.

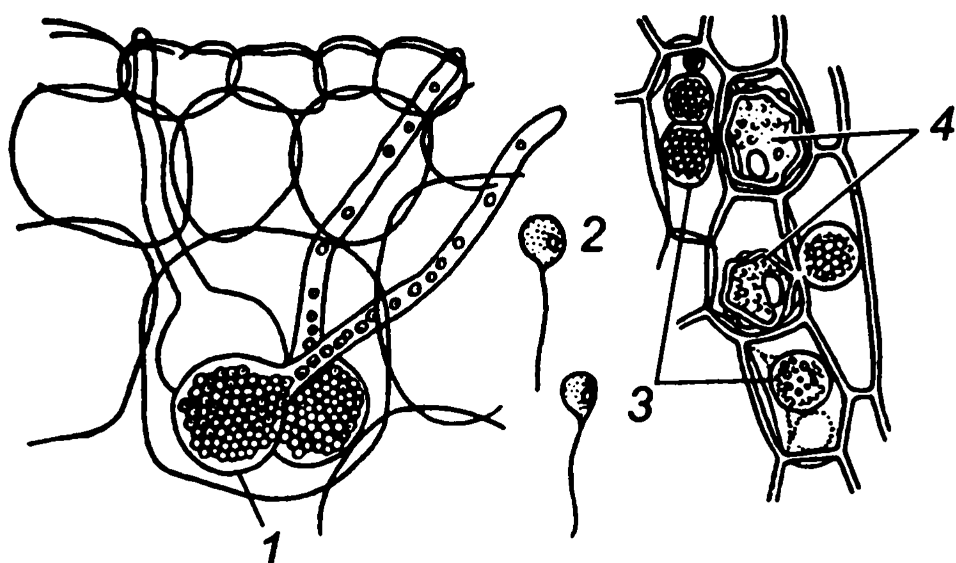



**Рис. 206.** *Olpidium brassicae* — возбудитель «черной ножки» капусты.

*1* — зооспорангии в клетке хозяина; *2* — зооспоры; *3* — протопласты паразита; *4* — покоящиеся споры (цисты) в клетках хозяина



**Рис. 207.** Внешний вид растения, пораженного *Synchytrium endobioticum* (рак картофеля)

Этапами в эволюции талломов хитридиевых грибов считаются роды и виды с ризомицелием, отходящим от центральной первично-одноядерной клетки. Такое строение имеет *Rhizophydium pollinis-pini*, живущий на пыльце высших растений, попавшей в воду. Его одетое оболочкой одноклеточное вегетативное тело развивается из зооспоры, остается на поверхности субстрата — клетке пыльцы, а внутрь ее отходят тонкие разветвленные безъядерные нити ризоми-

целия, обеспечивающие питание особи. Основная часть таллома, находящаяся на субстрате, затем целиком превращается в зооспорангий (рис. 208).

В ходе эволюции хитридиевых грибов ризомицелий получает все большее развитие. Примером этого может служить род полифагус (*Polyphagus*) с наиболее изученным видом *P. euglenae*, паразитирующим на эвгленах. Его зооспора со светочувствительной глобулой золотистого цвета находит места неподвижных инцистирующихся эвглен, останавливается и одевается тонкой оболочкой. Она прорастает ризомицелием, внедряющимся кончиками своих ответвлений в эвглен, и может захватывать таким образом более 50 особей. Из разросшегося тела бывшей зооспоры развивается зооспорангий в виде мешковидного бокового выроста. В него переходит ядро, многократно там делится, после чего содержимое выроста распадается на зооспоры, выходящие через отверстие на вершине зооспорангия (рис. 209). При недостатке питания происходит половой процесс, при котором меньшая, предположительно мужская особь образует по направлению к более крупной, вероятно женской,

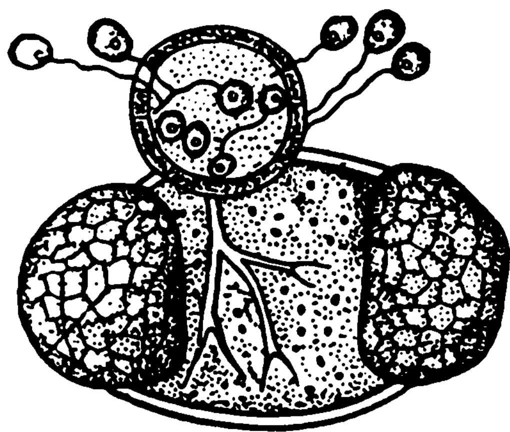


**Рис. 208.** *Rhizophydium pollinis-pini*: зооспорангий с ризомицелием на пыльце сосны

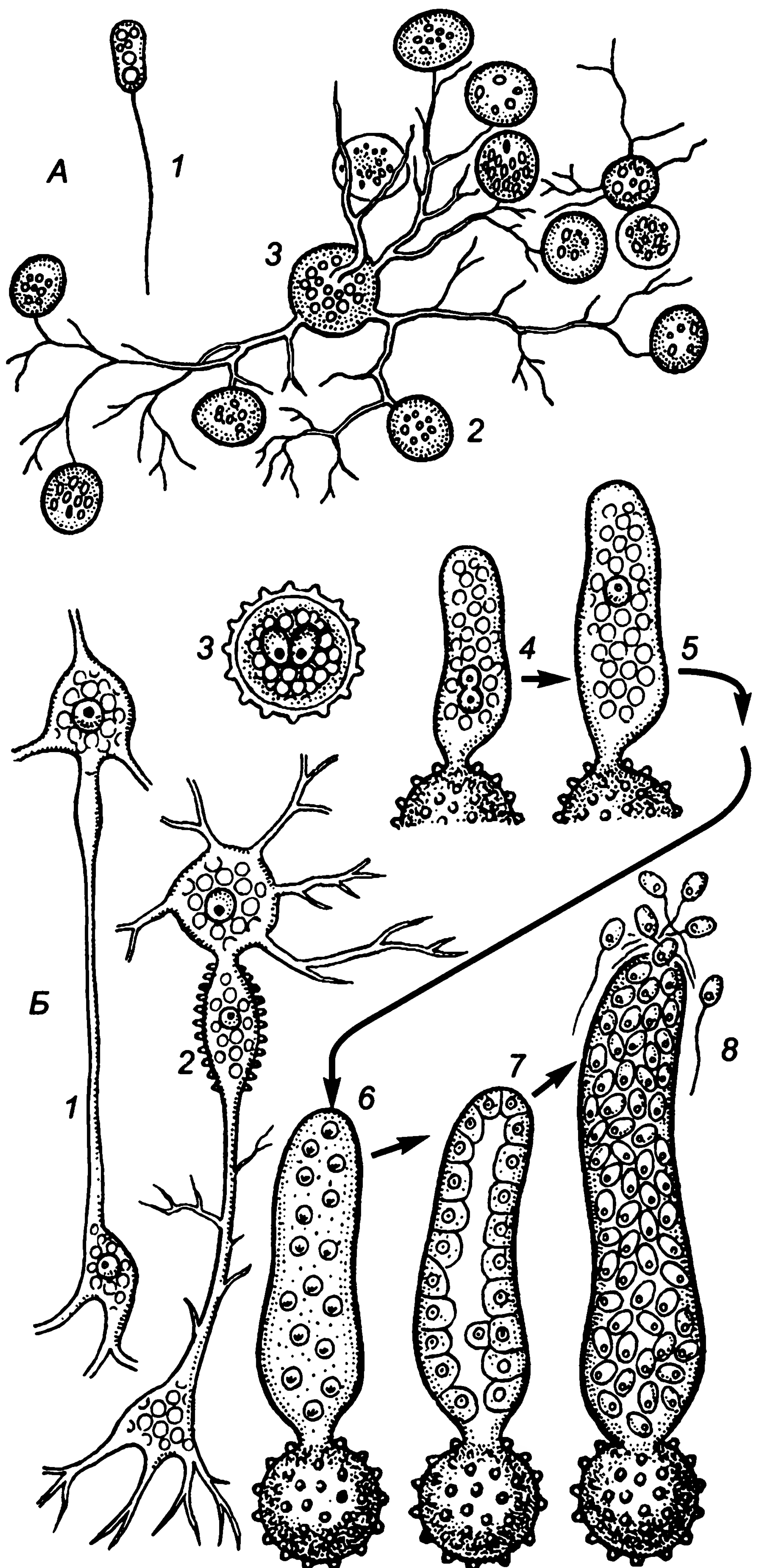



**Рис. 209.** *Polyphagus euglenae.*

*А*: *1* — зооспора; *2* — ризомицелий, внедрившийся в эвглен; *3* — тело бывшей зооспоры. *Б* — половой процесс: *1*, *2* — слияние мужской (меньшей) и женской (большей) особей; *3* — зигота; *4*—*8* — прорастание зиготы с образованием зооспорангия и выходом зооспор

особи длинный вырост. На конце этот вырост вздувается в удлиненный пузырь с шиповатой оболочкой. В него переходит содержимое обоих выростов, после чего пузырь отделяется от них перегородками и превращается в покоящуюся спору. Весь процесс, получивший название сифоногамии, длится примерно 12 часов. Через несколько месяцев зигота (покоящаяся спора) прорастает, образуя мешковидный зооспорангий. При этом два ядра зиготы сливаются в молодом зооспорангии и, предположительно, перед образованием зооспор происходит его редукционное деление с последующим митотическим делением образовавшихся при мейозе гаплоидных ядер.

У некоторых хитридиевых грибов, паразитирующих на высших растениях, на протяжении ризомицелия, обычно захватывающего несколько клеток растения-хозяина, образуются расширения, состоящие из одной или нескольких клеток с собственным ядром в каждой. Эти клетки называются ***собирательными***, и каждая из них может прорасти в ризомицелий, зооспорангий или в цисту. Такой тип таллома хитридиевых называется ***полицентрическим***. Он характерен для рода *Physoderma* с видом *P. maydis*, паразитирующим на кукурузе в тропических и субтропических областях и вызывающим пятнистость листьев под названием «оспа» кукурузы (рис. 210).

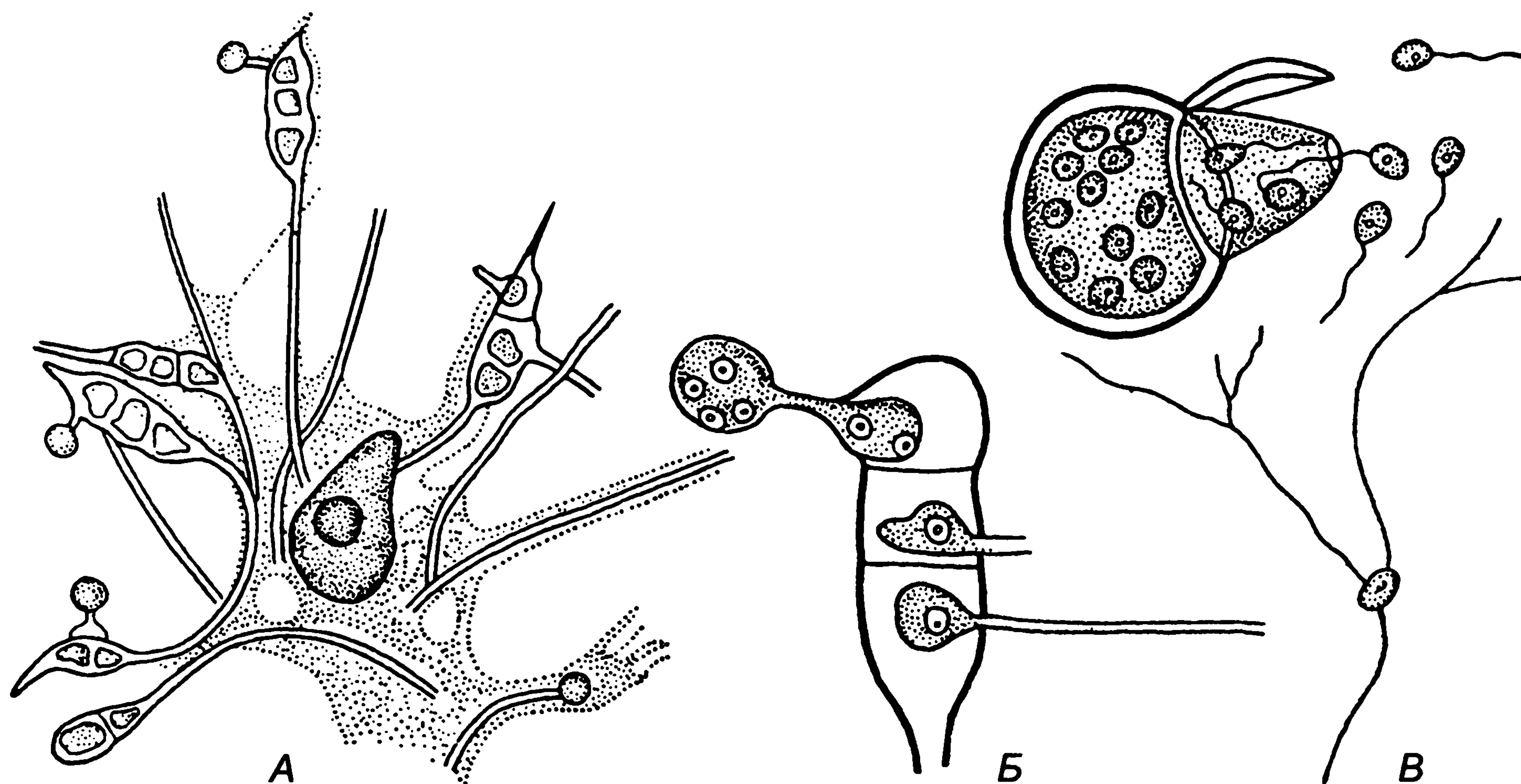



**Рис. 210.** *Physoderma.*

*А* — прорастание собирательных клеток внутри клетки растения-хозяина; *Б* — прорастание собирательных клеток: вправо — вегетативно, влево — с образованием цисты; *В* — прорастание цисты зооспорами

Для видов рода физодерма характерен следующий цикл развития. Зооспоры, попадая на поверхность листьев или стеблей растения-хозяина, одеваются оболочкой, образуют ризомицелий, который внедряется в клетки, а затем центральная часть особи превращается в эфемерный гаметангий. При копуляции вышедших из гаметангия изогамет образуется подвижная планозигота, которая заражает ткань растения и разрастается там в ризомицелий с собирательными клетками. Из них развиваются многоядерные цисты, освобождающиеся после разрушения клеток ткани хозяина. Цисты прорастают, открываясь крышечкой,

и выпускают зооспоры, с которых цикл повторяется. Предполагается, что перед прорастанием цисты происходит редукционное деление. Таким образом, у видов рода физодерма в цикле развития присутствует смена гаплоидного и диплоидного поколений.

## ПОРЯДКИ БЛАСТОКЛАДИЕВЫЕ (BLASTOCLADIALES) И МОНОБЛЕФАРИДОВЫЕ (MONOBLEPHARIDALES)

Виды двух других, относительно небольших по объему и близких порядков: бластокладиевые — Blastocladiales (около 50 видов) и моноблефаридовые — Monoblepharidales (около 20 видов) — представляют в классе хитридиомицеты дальнейшую эволюцию талломов в направлении морфофункциональной дифференциации. Они имеют в основном хорошо развитый макроскопический таллом из неклеточного мицелия, дифференцированный на осевую часть, ризоиды и боковые ветви, обычно несущие репродуктивные органы (зооспорангии, гаметангии). Такой типичный таллом имеют виды рода бластокладия — *Blastocladia* (рис. 211).

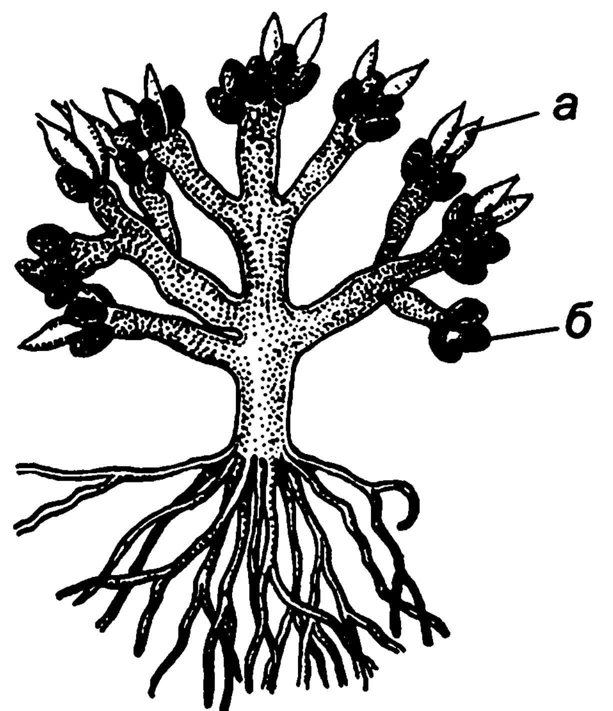



**Рис. 211.** Таллом *Blastocladia* с репродуктивными органами (*а* — зооспорангии, *б* — цисты)

Бесполое размножение у представителей обоих порядков осуществляется типичными одножгутиковыми зооспорами. У бластокладиевых половой процесс — изо- или гетерогамия, причем четко выражена смена гаплоидного и диплоидного поколений. Виды рода алломицес — *Allomyces* из порядка Blastocladiales обитают в воде и почве на остатках растений и трупах животных и широко распространены, но обычно не встречаются далее 40° с.ш. и ю.ш. Их мицелий образует на субстрате хорошо заметный пушок до 1 см длиной. Он состоит из коротких ветвящихся гиф с перетяжками и ложными перегородками, возникающими на местах перетяжек несептированных гиф с очень широкими порами. В местах таких перегородок на мицелии диплоидного спорофита формируются зооспорангии и коричневатые цисты. При прорастании зооспорангиев образуются диплоидные зооспоры, дающие начало новым спорофитам. При прорастании цист происходит редукционное деление и формируются гаплоидные зооспоры. Они вырастают в гаплоидный гаметофит, по форме и степени развития такой же, как спорофит, но несущий женские и мужские гаметангии, обычно расположенные друг над другом (рис. 212). Женские гаметангии крупнее мужских и не окрашены, мужские имеют оранжевый цвет. Женские гаметы также крупнее мужских, в отличие от них не окрашены и менее подвижны. Женские гаметы выделяют половой гормон сиренин, привлекающий хемотаксически мужские гаметы. После слияния гамет образовавшаяся зигота, часто после периода покоя, прорастает в диплоидный спорофит.

У моноблефаридовых половой процесс — оогамия. В оогонии формируется одна или несколько яйцеклеток, а в антеридии развивается несколько подвижных одножгутиковых сперматозоидов. Смены поколений нет.

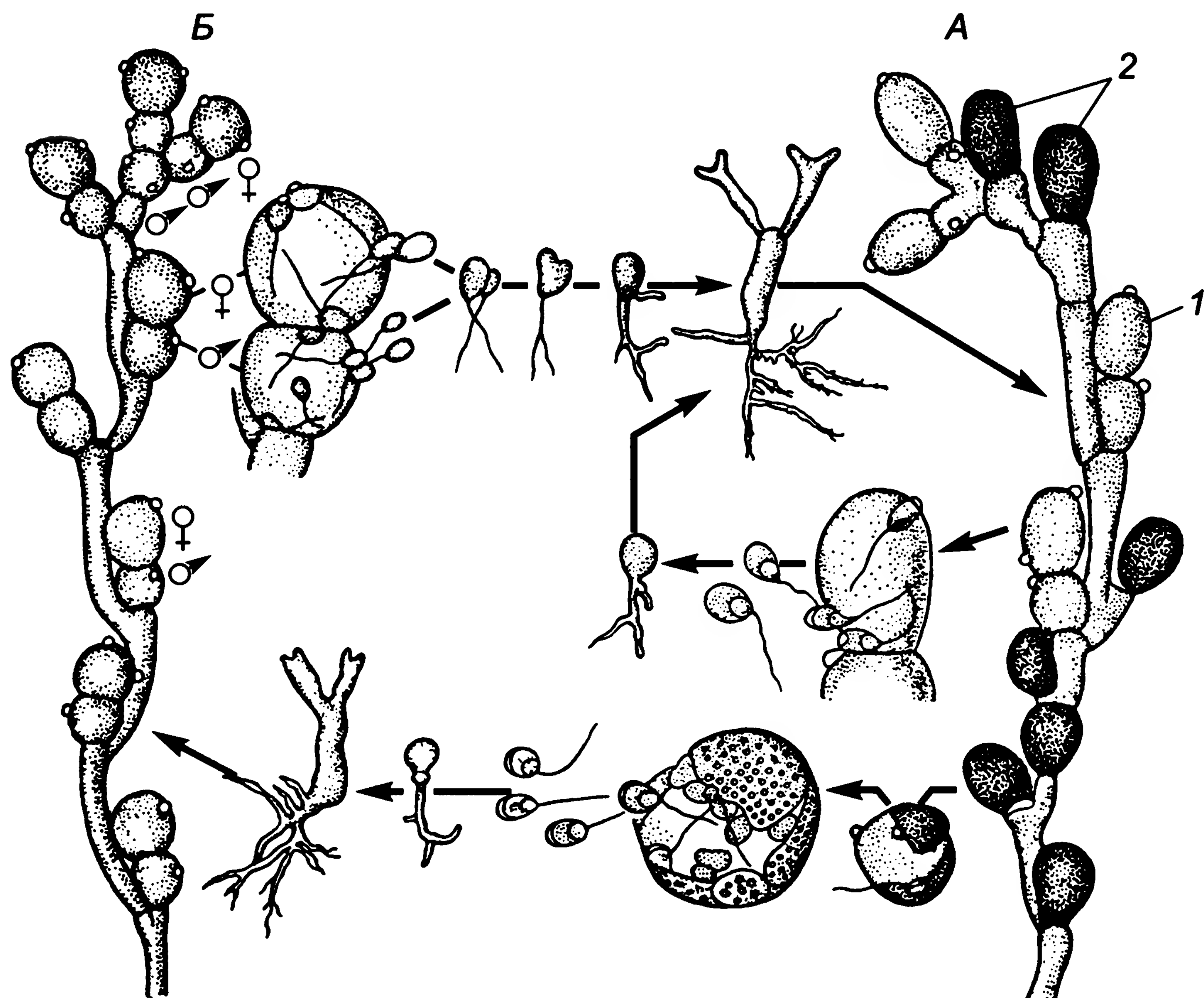



**Рис. 212.** *Allomyces arbusculus*: цикл развития.
*А* — спорофит с зооспорангиями (*1*) и цистами (*2*); *Б* — гаметофит с гаметангиями

Порядок Monoblepharidales в классе хитридиомицеты наиболее высоко организованный по строению таллома и типу полового процесса (рис. 213). Его можно рассматривать как вершину эволюции в группе одножгутиковых грибов и одновременно как тупиковую ветвь, не давшую начала более высокоорганизованным формам. Бластокладиевые и моноблефаридовые — водные сапротрофы на органических остатках в воде. Их мицелием обрастают мелкие веточки, находящиеся в водоеме, трупы насекомых. Реже они паразитируют на водных беспозвоночных, водорослях, водных грибах. Распространены в пресных водоемах, некоторые обитают во влажной почве. Моноблефаридовые обычно появляются весной и осенью, когда у них меньше конкуренции с другими организмами водоемов.

## ПОРЯДОК NEOCALLIMASTIGALES

Интересный, относительно мало изученный порядок, включающий 1 семейство, 5 родов, 16 видов. Талломы моно- или полицентрические. Зооспоры одно- или многожгутиковые. Жгутики изоморфные, гладкие, без мастигонем, как у всех хитридиевых. Представляет собой очень специализированную группу, которая включает облигатные анаэробные грибы, обитающие в кишечном тракте травоядных. Вероятно, эти микроскопические грибы участвуют в расщеплении и усвоении животными клетчатки растительных организмов.

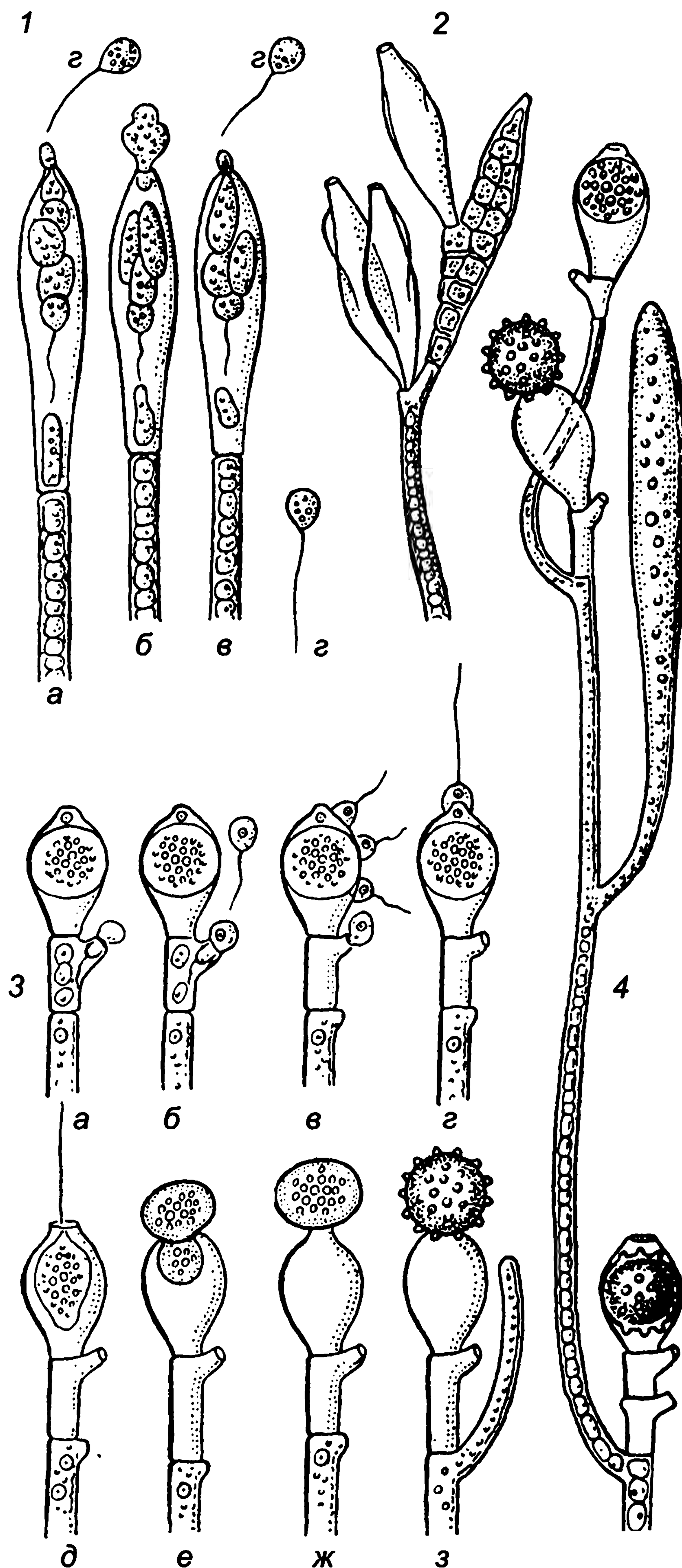



**Рис. 213.** *Monoblepharis.*

*1* — бесполое размножение: *а—в* — зооспорангий и выход зооспор, *г* — зооспоры; *2* — симподиальное ветвление зооспорангиев, *3* — половой процесс: *а—в* — оогоний с яйцеклеткой, антеридий и выход сперматозоидов; *г, д* — внедрение сперматозоидов в оогоний; *е—з* — выход оплодотворенной яйцеклетки из оогония и образование ооспоры; *4* — часть таллома с половыми органами, экзогенными и эндогенными ооспорами

Ультраструктурные особенности зооспор описанных порядков значительно различаются, особенно по расположению липидных глобул (*L*) и рибосом (*R*) (рис. 214).

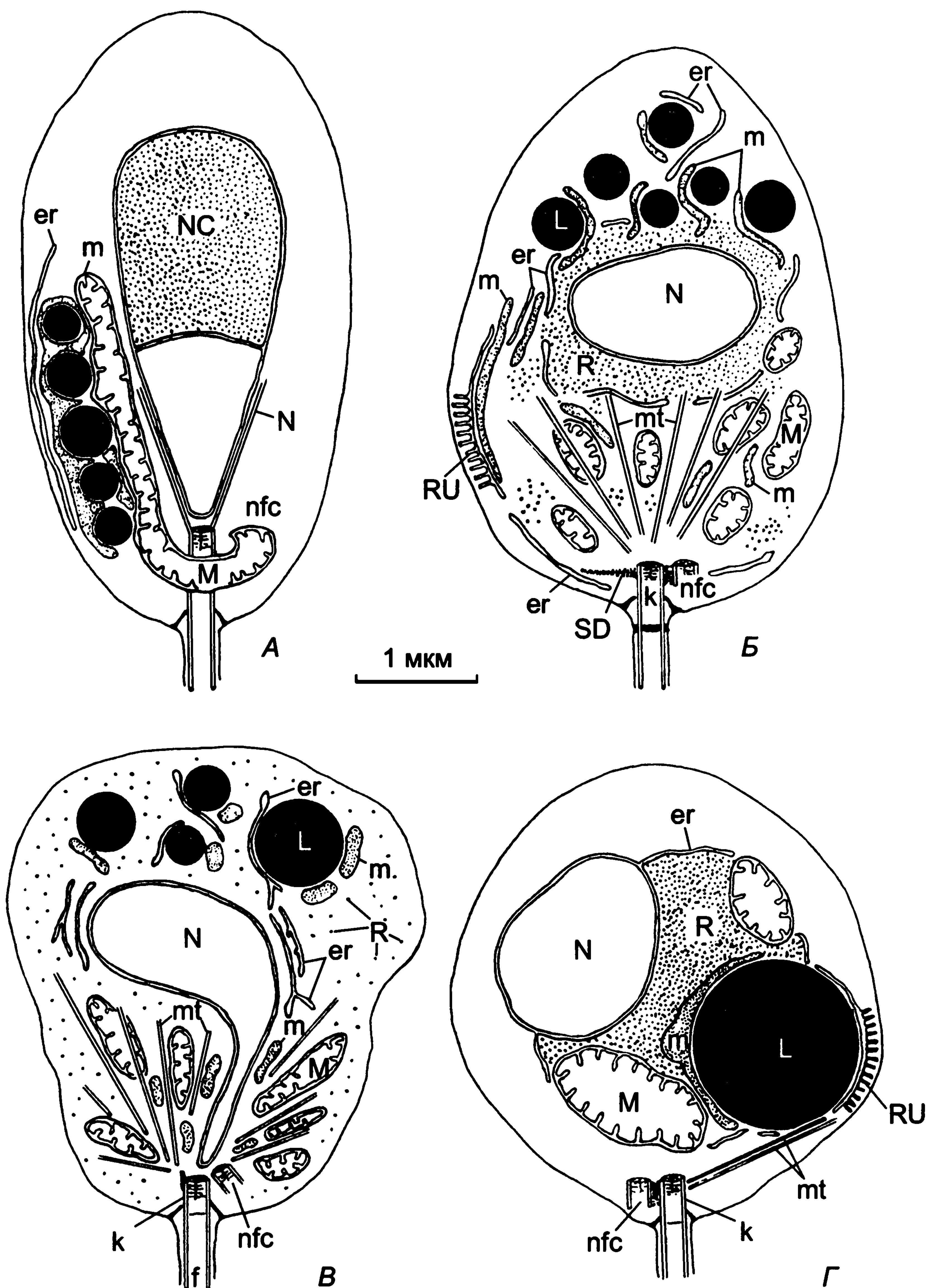



**Рис. 214.** Ультраструктура зооспор хитридиевых грибов.

*А* — *Blastocladiales*; *Б* — *Monoblepharidales*; *В* — *Spizellomycetales*; *Г* — *Chytridiales*. *Обозначения*: *er* — эндоплазматический ретикулум, *f* — жгутики, *k* — кинетосомы, *L* — липидные глобулы, *M* — митохондрии, *m* — микротела, *mt* — микротрубочки, *N* — ядро, *NC* — ядерный колпачок (рибосомы), *SD* — исчерченный диск, *RU* — румпосомы, *nfc* — покоящаяся (нефункционирующая) кинетосома, *R* — рибосомы

# ОТДЕЛ ЗИГОМИКОТА (ZYGOMYCOTA)

Подвижные стадии в цикле развития отсутствуют. Вегетативное тело — обильно разветвленный неклеточный многоядерный мицелий, субстратный и воздушный. У части видов в зрелом состоянии образуются клеточные перегородки, разделяющие мицелий на отдельные многоядерные фрагменты. Клеточные перегородки возникают также при формировании генеративных органов, отделяя их от вегетативного мицелия. У немногих видов, в основном узкоспециализированных, таких, как паразиты насекомых (энтомофторовые грибы) или паразиты других беспозвоночных (зоопаговые грибы), мицелий с самого начала его существования многоклеточный. В оболочках клеток содержится хитин в комплексе с хитозаном, что значительно отличает эту группу от двух других отделов неподвижных хитинсодержащих грибов с клеточным мицелием — аскомицетов и базидиомицетов, у которых второй компонент клеточной стенки в основном глюкан, как и у хитридиомицетов. Запасное вещество — гликоген.

Бесполое размножение осуществляется неподвижными эндогенными спорангиоспорами, образующимися в спорангиях, или, реже, экзогенными конидиями. В ряде семейств можно проследить эволюцию бесполого спороношения — анаморф от эндогенных спорангиоспор через малоспоровые спорангии к экзогенным конидиям, вероятно, в связи с переходом этих грибов к наземному образу жизни.

Половой процесс — зигогамия: слияние недифференцированного на гаметы содержимого двух клеток, отделяющихся перегородками от несущих их гиф (рис. 215). По типу полового процесса отдел получил название «зигомикота». Сливаться могут как одноядерные, так и многоядерные клетки. На месте слияния клеток формируется зигота, или покоящаяся ***зигоспора***, которая одета толстой, часто скульптурированной оболочкой. На зиготе обычно остаются участки гиф, отделяющих гаметангии. Они отличаются по морфологии от остального мицелия и называются *суспензорами* или ***подвесками*** и часто как бы приподнимают зиготу над субстратом. При прорастании зигоспоры после периода покоя происходит редукционное деление диплоидного ядра, и из нее вырастает короткая нить мицелия с ***зародышевым спорангием*** на конце. В отличие от обычных спорангиев бесполого размножения, в нем содержатся генетически разнокачествен-

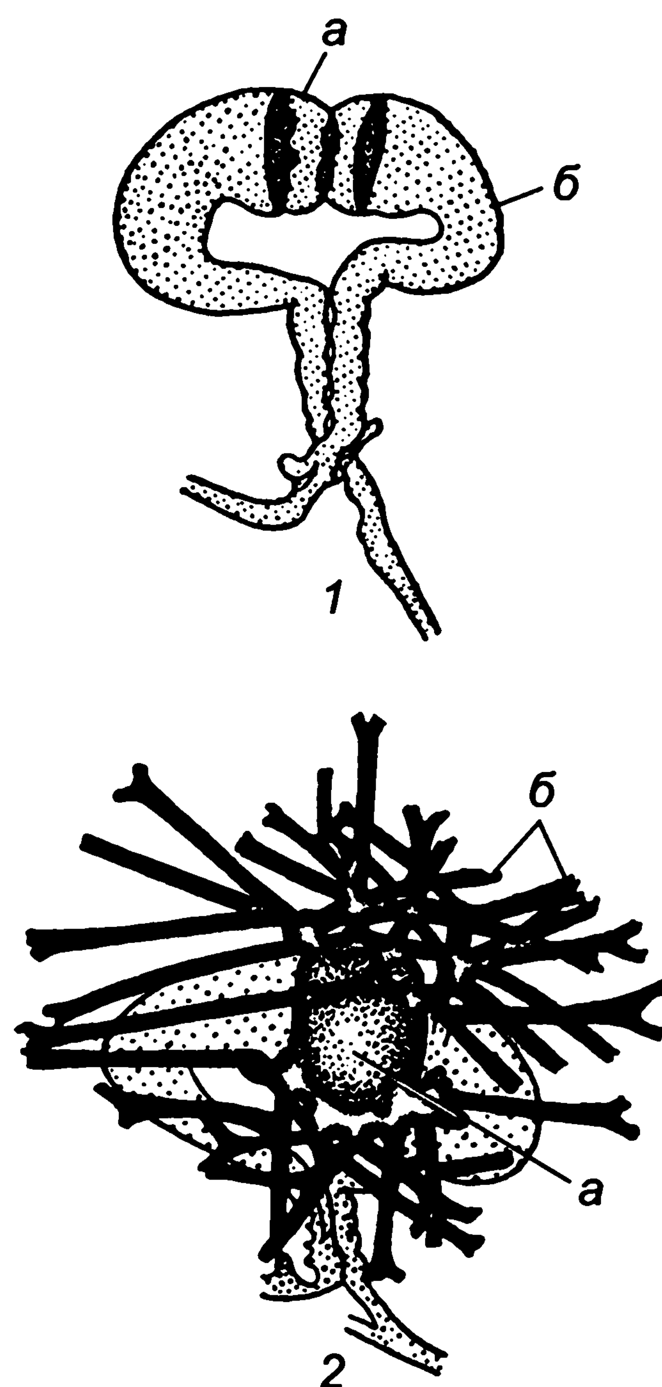



**Рис. 215.** Развитие зигоспор при зигогамии *Phycomyces blakesleanus*.

*1* — начальная стадия образования зигоспоры: *а* — сливающиеся клетки, *б* — суспензоры; *2* — зрелая зигоспора: *а* — зигота, *б* — дихотомически разветвленные на концах отростки

ные, постмейотические спорангиоспоры. Таким образом, эти грибы проходят жизненный цикл в гаплоидной фазе.

Отдел зигомикота включает более 500 видов, относящихся к двум классам: зигомицеты (Zygomycetes) и трихомицеты (Trichomycetes). Почти все они наземные организмы. В основном это почвенные сапротрофы, в меньшей степени — паразиты насекомых и других беспозвоночных, грибов, высших растений, теплокровных животных и человека.

## Класс зигомицеты (Zygomycetes)

В общих чертах класс зигомицеты повторяет характеристику отдела. По уровню организации и дифференцировки таллома, особенностям развития, морфологии анаморф и отчасти по эколого-трофическим признакам (специализация к субстрату или хозяину для паразитных видов в значительной степени влияет на дифференцировку таллома и может приводить к изменениям в бесполом и отчасти половом процессах) класс подразделяют на 6 порядков.

Основные порядки: Mucorales, Endogonales, Glomerales, Entomophthorales, Zoopagales.

### ПОРЯДОК МУКОРОВЫЕ (MUCORALES)

Самый большой по числу видов порядок (около 400 видов) содержит в основном почвенные сапротрофы, особенно обильно развивающиеся в окультуренных почвах, где они активно участвуют в круговороте органических веществ. Они обильно развиваются также на растительных остатках, навозе травоядных (копрофильные виды), на других грибах, в основном шляпочных или других мукоровых (микофильные виды). Некоторые паразитируют на теплокровных животных и человеке.

Бесполое размножение осуществляется эндогенными спорангиоспорами, редко — конидиями. Половой процесс — зигогамия (гаметангиогамия). В этой группе 3/4 видов гетероталличны и 1/4 гомоталличны. Именно на мукоровых впервые было установлено явление гомо-гетероталлизма у грибов.

Наиболее широко в природе распространены виды рода мукор — *Mucor*. Его мицелий пронизывает субстрат (почву, растительные остатки, а также многие продукты питания: хлеб, овощи и т.д.), образуя на поверхности сероватый воздушный налет. Мицелий в основном состоит из бесцветных гиф, сильно ветвится и не имеет перегородок, которые появляются у некоторых видов только при старении или при культивировании в жидкой среде. В последнем случае мицелий часто распадается по перегородкам на отдельные клетки, которые затем размножаются почкованием (так называемые мукоровые дрожжи, например у *M. racemosus*). На мицелии в большом количестве формируются одиночные или сильноразветвленные спорангиеносцы с темноокрашенными шаровидными спорангиями на вершине. Эти спорангии хорошо заметны даже невооруженным глазом в виде буроватых и черных точек. В них содержатся многочисленные

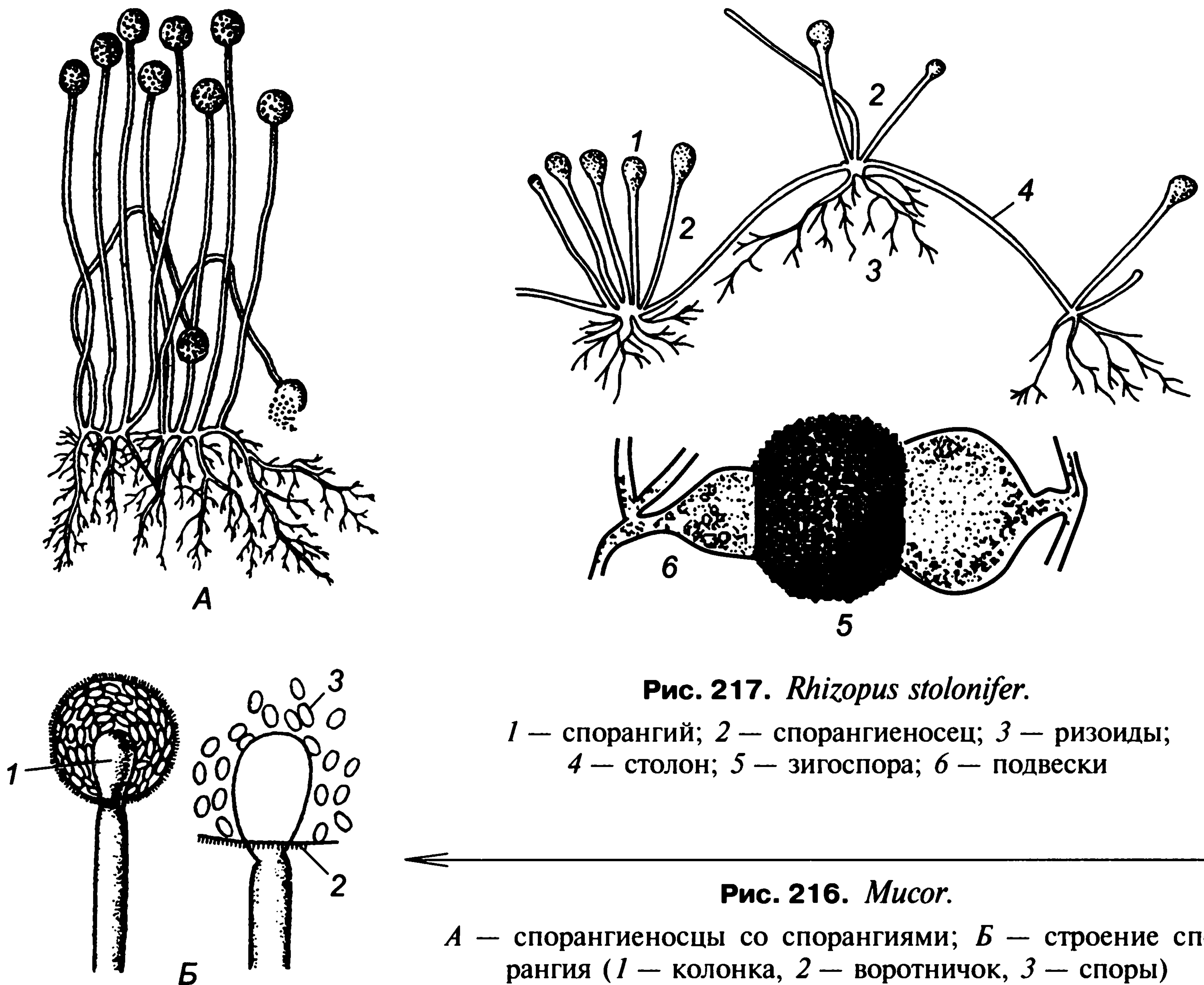



**Рис. 217.** *Rhizopus stolonifer.*
*1* — спорангий; *2* — спорангиеносец; *3* — ризоиды; *4* — столон; *5* — зигоспора; *6* — подвески

**Рис. 216.** *Mucor.*
*А* — спорангиеносцы со спорангиями; *Б* — строение спорангия (*1* — колонка, *2* — воротничок, *3* — споры)

споры, которые освобождаются после расплывания или разрыва оболочки спорангия. Каждая спора даст начало новому мицелию. У видов рода *Mucor* спорангионосец обычно вздувается внутрь спорангия, образуя ***колонку***. У многих видов при разрушении оболочки спорангия у основания колонки остается ее кутинизированная часть, образуя так называемый ***воротничок*** (рис. 216).

Для близкого и столь же широко распространенного рода ризопус (*Rhizopus*) характерно образование толстых воздушных гиф — ***столонов***, которые перекидываются над субстратом. В месте их соприкосновения с субстратом образуются ризоиды, внедряющиеся в субстрат, а вверх отходят пучки неразветвленных спорангиеносцев со спорангиями (рис. 217). Виды рода ризопус вызывают серую, или головчатую, плесень овощей и фруктов, нанося значительный ущерб при их хранении. Являются возбудителями сухой гнили початков кукурузы, корзинок подсолнечника. При неблагоприятных условиях вызывают плесневение семян культурных растений как при их хранении, так и при высеве в грунт. *R. stolonifer* развивается на коробочках и волокне хлопчатника, значительно его повреждая.

Таким образом, мукоровые грибы часто являются причиной значительных потерь урожая различных сельскохозяйственных культур, особенно при хранении. Среди патогенных для человека и животных видов мукоровых грибов

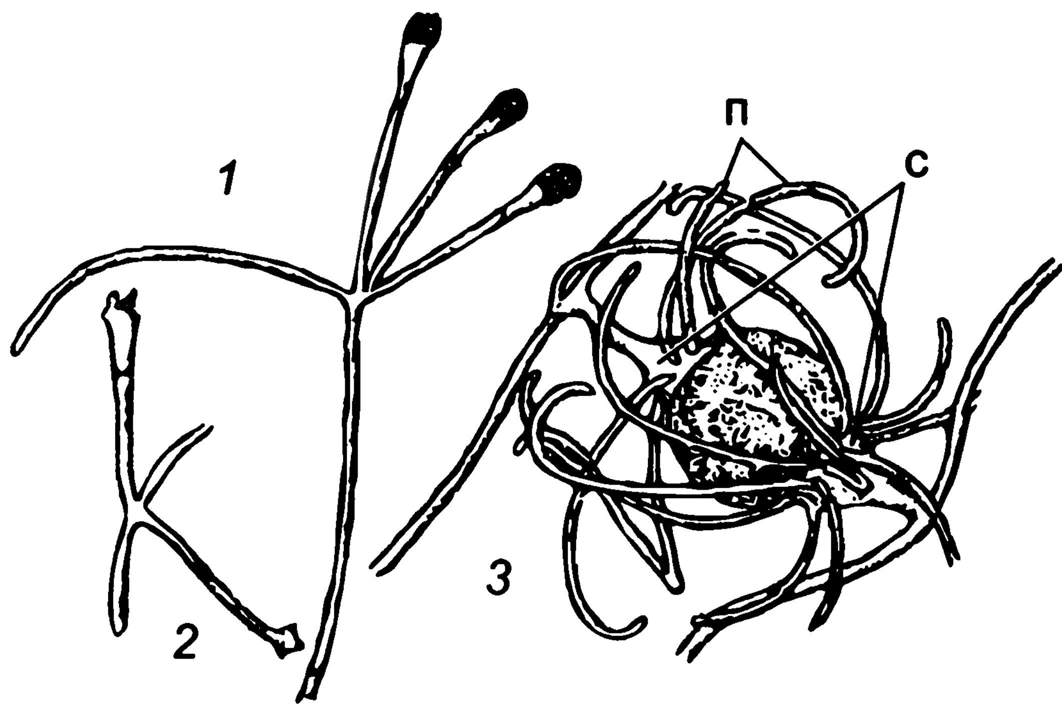



**Рис. 218.** *Absidia.*
*1* — столон с пучком спорангиеносцев со спорангиями; *2* — расплывшийся спорангий; *3* — зигота с суспензорами (с) и придатками (п)

нужно отметить как наиболее опасных: *Mucor pusillus* — поражает центральную нервную систему или органы слуха у людей; *Absidia corymbifera* — вызывает заболевания бронхов и легких у человека и животных; *A. septata* — вызывает легочные микозы у людей. Для рода абсидия также типично наличие столонов, но, в отличие от рода ризопус, спорангиеносцы отходят пучком от середины дуги, а спорангии имеют грушевидную форму (рис. 218).

Наиболее крупные спорангиеносцы и спорангии у видов рода фикомицес *Phycomyces*. Темные сине-зеленые, отливающие характерным металлическим блеском спорангиеносцы этих грибов достигают 30 см высоты и характеризуются положительным фототропизмом, а крупные, сначала ярко-желтые, а в зрелости черные спорангии содержат до 70 тыс. спор. *P. blakesleanus* и другие виды рода широко используются для биохимических, генетических и биофизических исследований.

Своеобразно устроен спорангиеносец копротрофного рода пилоболус (*Pilobolus*), который легко обнаружить невооруженным глазом на навозе травоядных (рис. 219). Он растет вверх от находящейся в субстрате вздутой желтоватой клетки — трофоцисты. Спорангиеносец вздут на вершине в блестящий пузырь, на котором располагается черный, шаровидный, немного приплюснутый спорангий. Он отбрасывается целиком на расстояние до 2 м в сторону источника света за счет тургорного давления, развивающегося в пузыре и достигающего 5,5 атм. В основании пузыря имеются цитоплазматическое кольцо и отложение β-каротина. Ко времени созревания спорангия в этом пузыре развивается такое высокое тургорное давление, что на его поверхность выдавливаются блестящие капельки жидкости.

При одностороннем освещении пузыря световые лучи преломляются в нем и на цитоплазматическом кольце с противоположной от источника света стороны образуют световое пятно. В этом месте накапливаются ростовые вещества, и начинается интенсивный рост, приводящий к положительному фототропическому изгибу спорангиеносца. В это время набухает слизистое кольцо, расположенное непосредственно под спорангием. Пузырь спорангиеносца лопается на вершине, спорангий отрывается и с силой отбрасывается в сторону источника света. Особенно резкие фототропические изгибы наблюдаются при действии лучей сине-фиолетовой части спектра. При падении спорангий переворачивается таким образом, что его нижняя уплощенная часть с остатками жидкости обращена книзу. Спорангий плотно прилипает к траве и вместе с ней попадает в пищеварительный тракт животного. Под действием пищеварительных ферментов кутинизированная оболочка спорангия разрушается, споры освобождаются и,

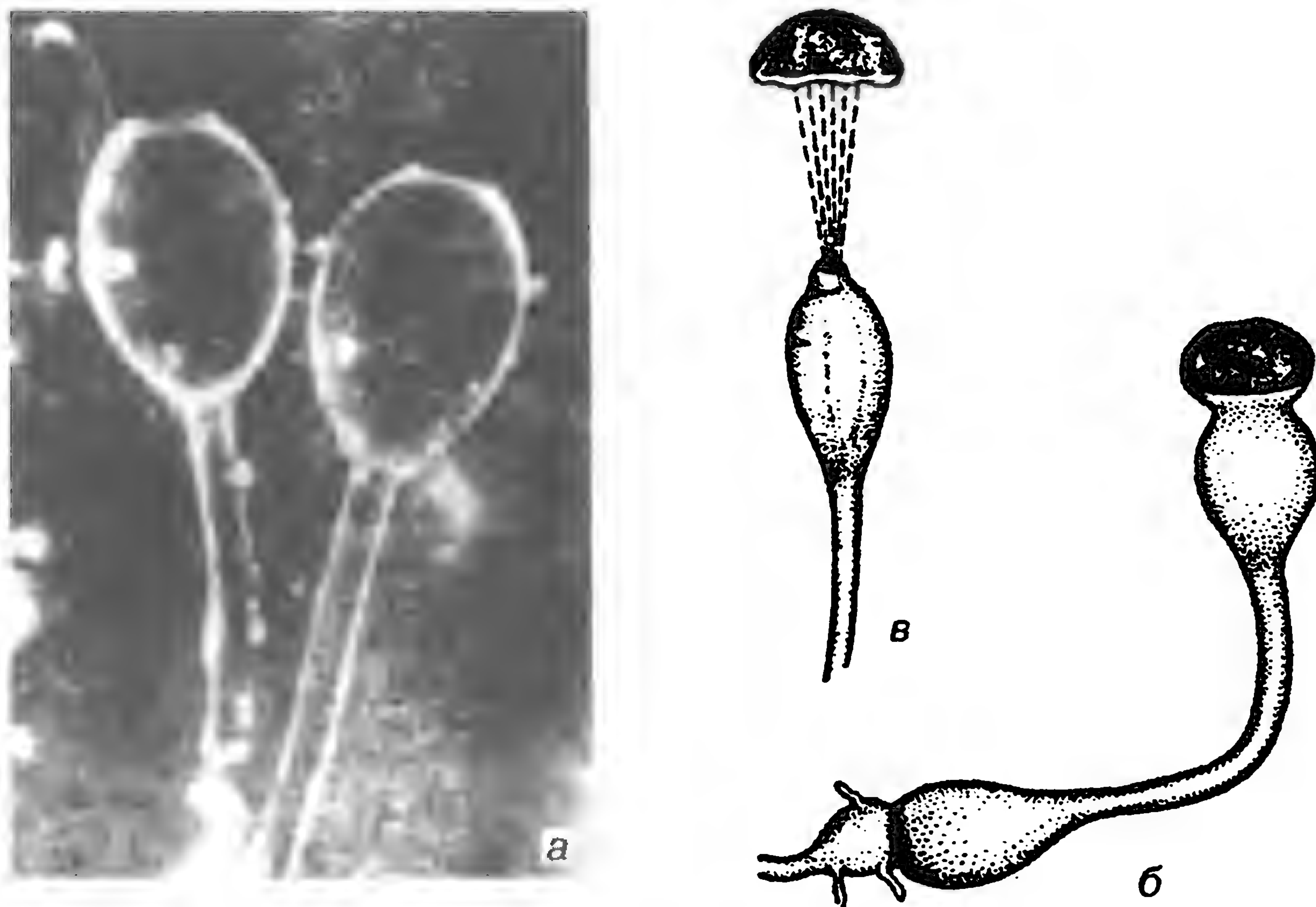



**Рис. 219.** *Pilobolus.*
*а* — зрелые спорангии (фото); *б* — зрелый спорангий; *в* — отбрасывание спорангия

оказавшись на навозе травоядных, прорастают в мицелий. Необходимость попадания на траву с последующим попаданием на специфический субстрат объясняет экологический смысл фототропических изгибов спорангиеносца у пилоболус, как и у большинства других копротрофных грибов.

У части мукоровых наблюдается переход от спорангиоспор к конидиям через малоспоровые и односпоровые спорангии, называемые ***спорангиолями***. В качестве примера такого перехода можно привести род тамнидиум — *Thamnidium*. Виды этого рода копротрофы часто встречаются на конском навозе. У них на конце очень длинного спорангиеносца расположен крупный многоспоровый спорангий с колонкой. На концах боковых ответвлений этого же спорангиеносца сидят многочисленные мелкие спорангиоли, не имеющие колонки, с малым количеством спор: от 4 до 10 (рис. 220).

У видов рода хетокладиум (*Chaetocladium*) (рис. 221), паразитирующих на других мукоровых грибах, формируются только односпоровые спорангиоли, которые можно сравнить с конидиями. От настоящих экзогенно формирующихся конидий они отличаются двойной оболочкой: один слой — собственно споры, второй — сохранившаяся оболочка спорангия (рис. 221, *А*). Интересен механизм паразитизма видов хетокладиум. Уже на некотором расстоянии от мицелия паразита гифа хозяина начинает расти по направлению к ней и сильно ветвится, особенно если мицелий хозяина принадлежит к противоположному типу спаривания. После соприкосновения с гифой хозяина кончик гифы паразита отделяется перегородкой, а перегородка между гифой хозяина и отделившейся клеткой паразита исчезает. При этом содержимое гифы хозяина (цитоплазма, ядра и т.д.) переходит в разрастающуюся клетку паразита и формируется так называемая насасывающая клетка (рис. 221, *Б*).

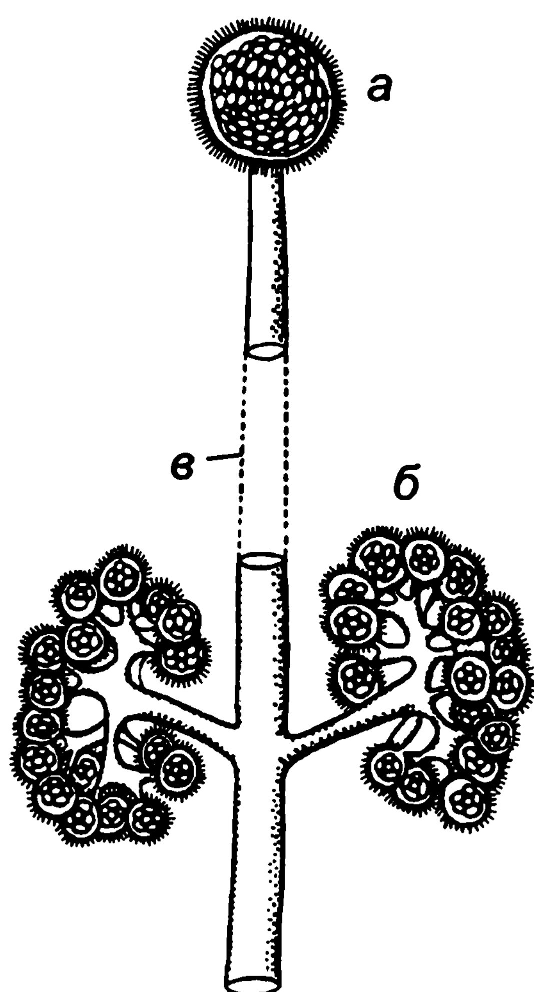
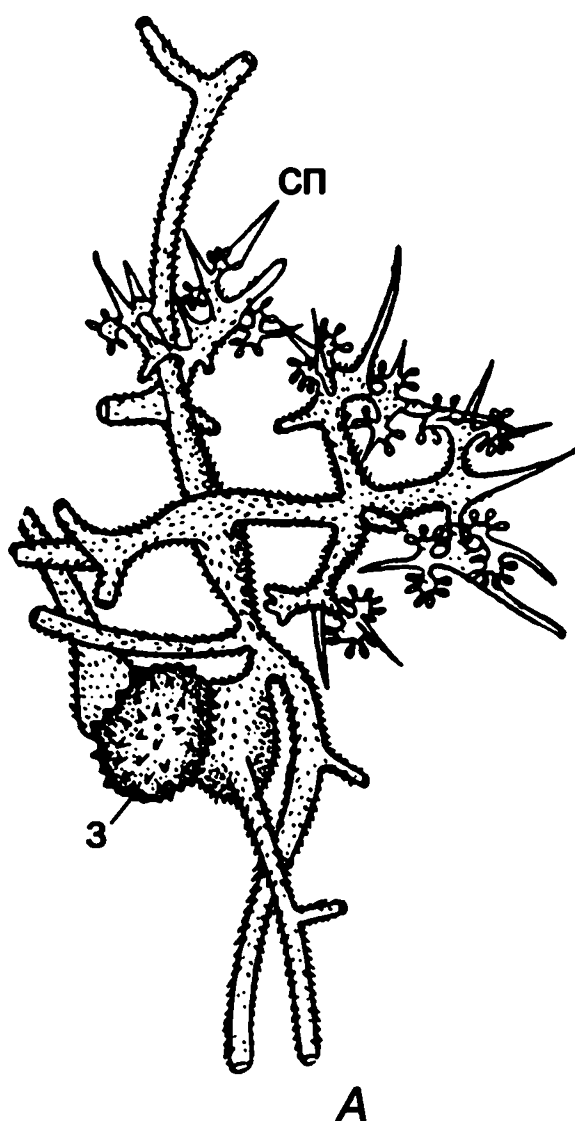



**Рис. 220.** *Thamnidium.*

*а* — спорангий; *б* — спорангиоли; *в* — спорангиеносец



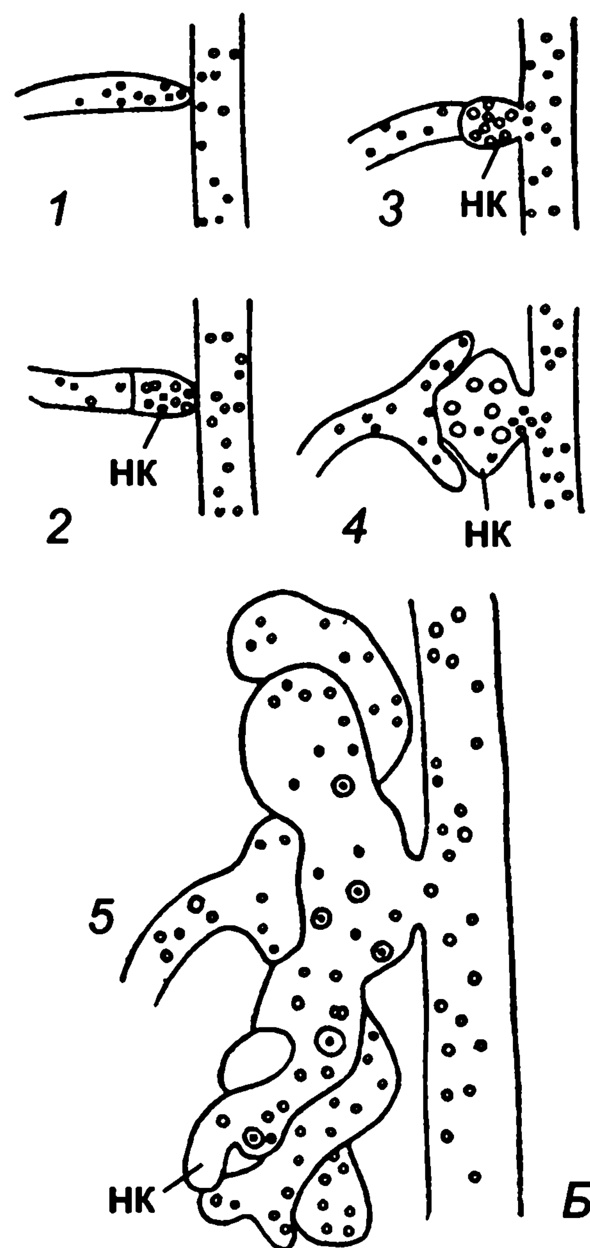




**Рис. 221.** *Chaetocladium.*

*А* — таллом с зиготой (з) и спорангиолями (сп), *Б* — стадии образования насасывающей клетки (нк) (*1—5*)

***Спорангиоли*** могут приобретать вытянутую форму, например виды рода пиптоцефалис (*Piptocephalis*) (рис. 222). В этом случае они имеют наибольшее морфологическое сходство с цепочками конидий на конидиеносце.

Половой процесс в порядке мукоровых более однообразен. Он соответствует описанному выше для отдела зигомикота. Некоторые морфологические особенности отличают зиготы отдельных родов. Так, у видов гетероталличного рода фикомицес (*Phycomyces*) от суспезоров (подвесков) или зигофоров, отделяющих сливающиеся клетки-гаметангии от остального мицелия, отходят выросты-придатки, окружающие зиготу (см. рис. 215). У видов рода мортиерелла (*Mortierella*) зиготы окружены рыхлым сплетением таких придатков, которые часто переплетаются с ответвлениями вегетативных гиф, образуя рыхлую обертку вокруг зиготы. В результате образуется как бы зачаточное плодовое тело — зигокарп (рис. 223).

## ПОРЯДОК ЭНДОГОНОВЫЕ (ENDOGONALES)

У видов порядка эндогоновые зиготы и многоспоровые спорангии без колонки формируются внутри плотной обертки из гиф, в результате чего образуются плодовые тела — *спорокарпы.* Они имеют вид плотных желтоватых клубеньков в диаметре от нескольких миллиметров до 2—3 см (рис. 224, *1*, *2*). Обычно спорокарпы развиваются в почве. Эндогоновые — почвенные грибы или сапротрофы

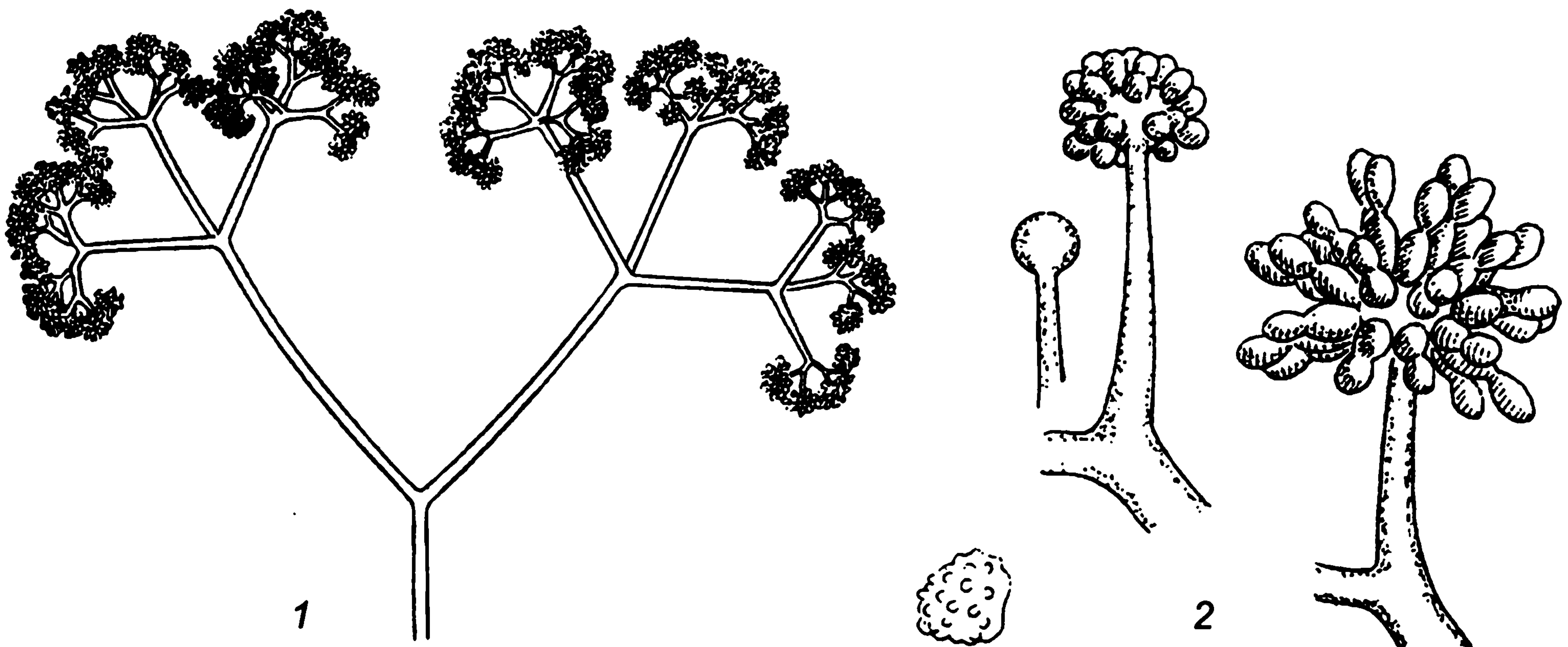



**Рис. 222.** *Piptocephalis.*
*1* — спорангиеносец со спорангиолями; *2* — детали строения одной ветви

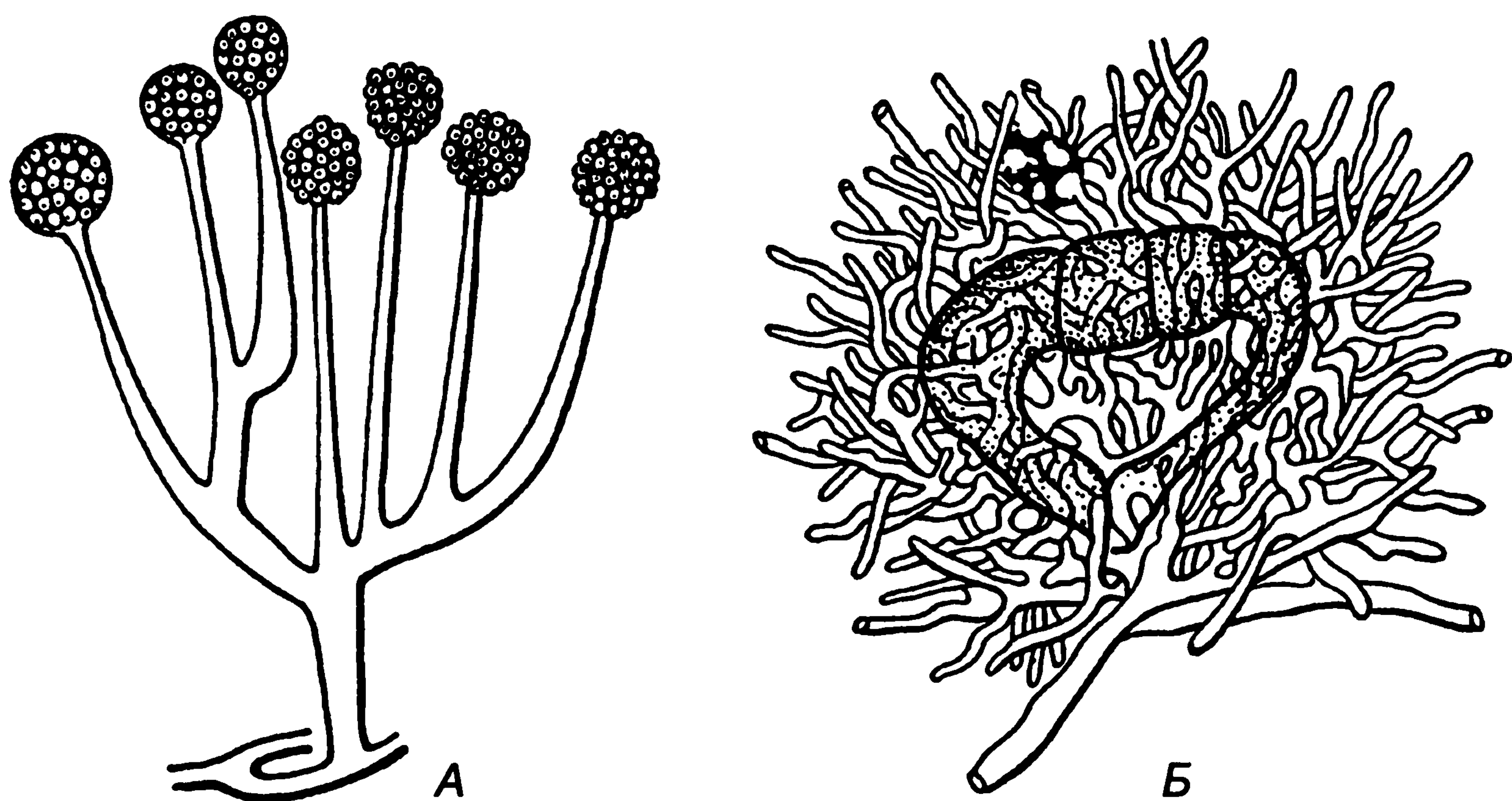



**Рис. 223.** *Mortierella.*
*А* — спорангиеносец с многоспоровыми спорангиями; *Б* — зигота с окружающими ее гифами (зачаточное «плодовое тело»)

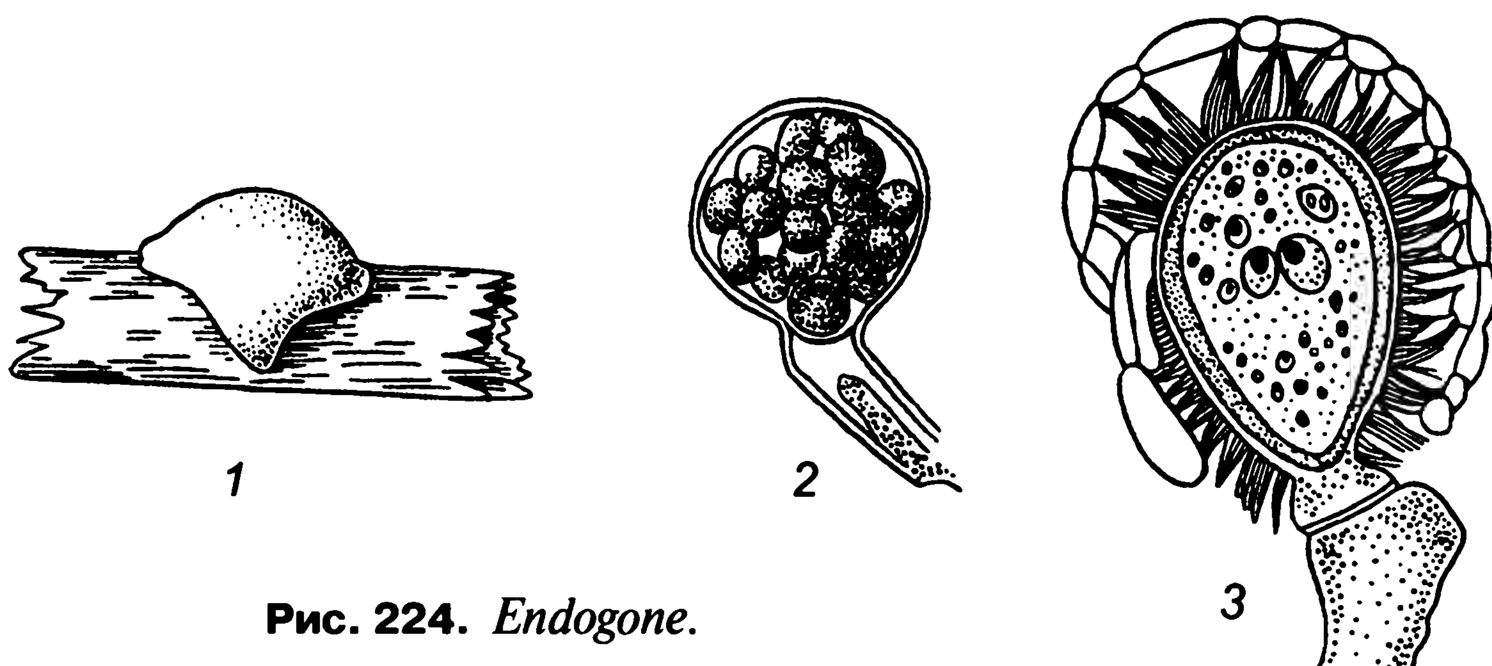



**Рис. 224.** *Endogone.*
*1* — спорокарп; *2* — спорангий со спорами; *3* — зигота (в разрезе)

на растительных остатках. Наиболее распространен вид *Endogone lactiflua*, обитающий на мертвой древесине мелких валежных веточек. Его желтоватые спорокарпы достигают в диаметре 1—2 см. Если разрезать незрелый спорокарп этого гриба, то на разрезе выступает бледно-розоватая жидкость («млечный сок»). Половой процесс у *E. lactiflua* — гаметангиогамия. Две соседние гифы, из которых одна более тонкая, отделяют конечные клетки, в которых остается по одному ядру. Ядро из меньшей клетки переходит в большую, а затем оба ядра вместе с цитоплазмой переходят в вырост, образующийся из большей, предположительно женской, клетки. Из выроста развивается зигота, одевающаяся несколькими оболочками (рис. 224, *3*). После периода покоя, в течение которого зигота сохраняет двухъядерность, она прорастает, чему предшествует слияние ядер и последующее редукционное деление диплоидного ядра. Здесь необходимо отметить значительную продолжительность периода двухъядерности, столь характерную для грибов с клеточным мицелием аскомикот и базидиомикот.

## ПОРЯДОК ГЛОМОВЫЕ (GLOMERALES)

Микоризные грибы, облигатные симбиотрофы, образующие эндотрофную ***арбускулярную*** микоризу с травянистыми растениями (АМ-грибы). В основном это виды рода гломус — *Glomus* (рис. 225). Грибам этой группы в последнее десятилетие уделяется значительное внимание исследователей и практиков, поскольку они способствуют повышению урожаев ряда сельскохозяйственных культур. Типичный половой процесс — зигогамия — описан только у двух видов порядка.

## ПОРЯДОК ЭНТОМОФТОРОВЫЕ (ENTOMOPHTHORALES)

Виды порядка энтомофторовые — в основном паразиты насекомых, откуда произошло их название. Немногие виды — паразиты шляпочных грибов,

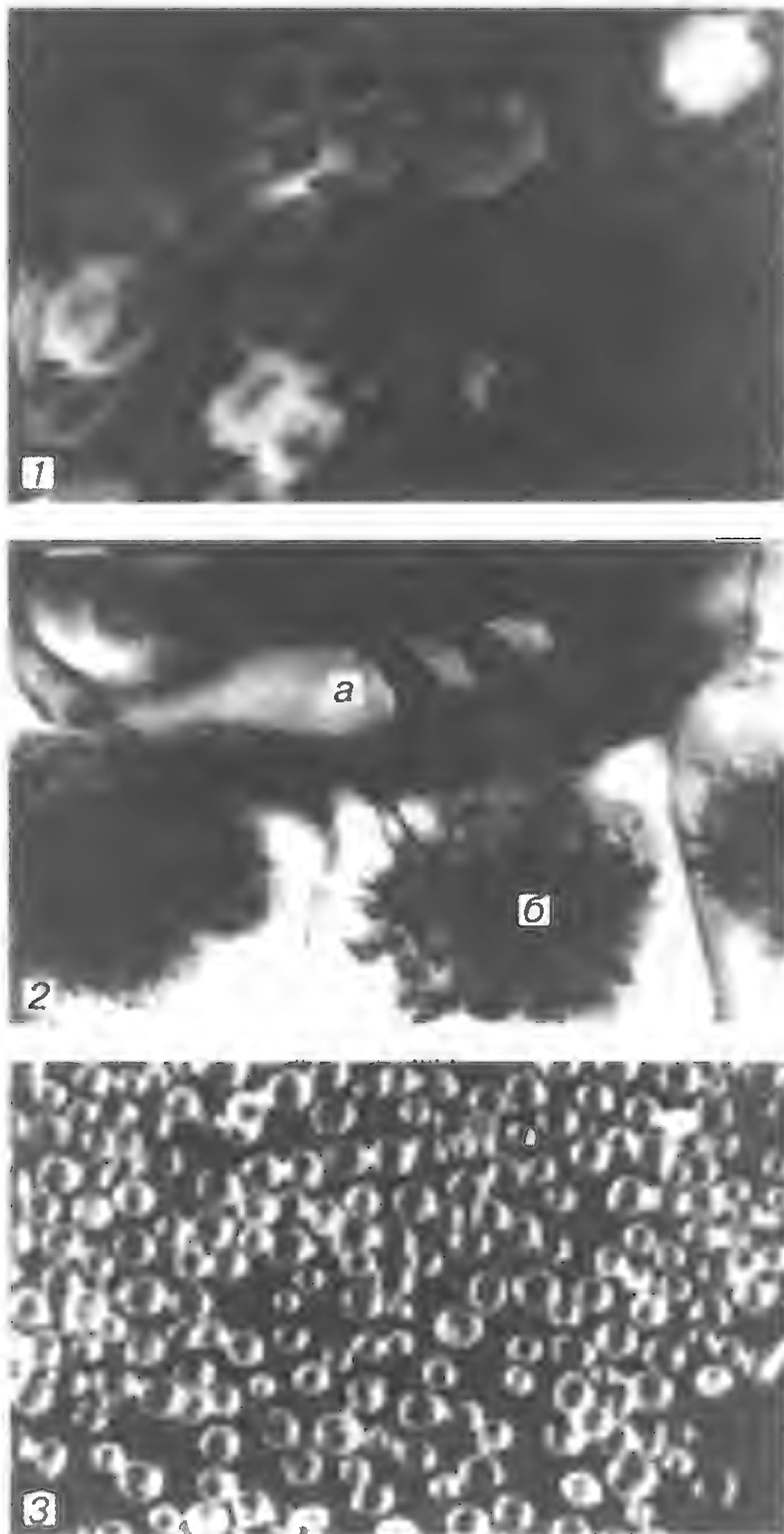



**Рис. 225.** *Glomus.*

*1* — споры на поверхности корня растения; *2* — аппрессории (*а*) и арбускулы (*б*) в корне; *3* — споры

водорослей, заростков папоротников. Есть копрофилы. Мицелий в зрелом состоянии многоклеточный, а сами клетки многоядерные. Бесполое размножение осуществляется конидиями, которые часто активно отбрасываются от конидиеносца.

Порядок включает около 70 видов, относимых к 6—7 родам. Наиболее распространен и хорошо изучен возбудитель «осенней болезни мух» *Entomophthora muscae* (рис. 226). Его конидия, попадая на муху, прорастает в ростковую трубку — гифу, внедряющуюся в тело насекомого. В жировом теле мухи гифа разрастается и затем распадается на многоядерные клетки «гифенные тела», которые разносятся гемолимфой по всему телу насекомого. Их количество увеличивается за счет деления или почкования, и пораженная муха погибает через 2—3 дня после заражения. Из дыхательных отверстий ее хитинового покрова высовываются неветвящиеся булавовидные конидиеносцы, несущие на конце шаровидную многоядерную конидию. При созревании она отбрасывается, как бы отстреливается на расстояние до 2 см. Эти конидии образуют вокруг погибшей мухи мучнистый налет. Такую картину часто можно наблюдать осенью на оконных стеклах. Конидия энтомофторы имеет слизистый слой оболочки, который обеспечивает ей прилипание к телу мухи. Если же конидия не попадает на насекомое, то она вновь прорастет в конидиеносец с новой конидией, и так может повторяться несколько раз, что обеспечивает в конечном результате попадание на нужный для развития гриба субстрат — муху. Половой процесс у *E. muscae* не выявлен, но у других видов рода энтомофтора он известен и заключается в слиянии двух одноядерных клеток.

Энтомофторовые грибы отличаются довольно узкой специализацией к насекомым-хозяевам. Большинство — облигатные паразиты; их не удается выращивать в чистой культуре, что значительно ограничивает применение этих грибов для биологической борьбы с насекомыми—вредителями сельскохозяйственных растений и лесных пород. Однако инфекционный материал удается накопить, заражая насекомых искусственно. Выпущенные в природные очаги скопления вредителей (тлей, совок, саранчи и т.д.) зараженные насекомые вызывают у них искусственную эпизоотию, т.е. массовое заболевание и гибель.

Basidiobolus ranarum обитает на экскрементах лягушек и ящериц. У него многоклеточный одноядерный мицелий. На конидиеносце формируется одна овальная крупная конидия, которая активно отбрасывается по принципу ракеты. Зигота образуется при слиянии двух клеток по типу конъюгации (рис. 227).

Энтомофторовые грибы близки к мукоровым, но представляют собой их самостоятельную эволюционную ветвь, уклонившуюся по ряду признаков в связи с узкой специализацией — паразитизмом на насекомых.

## ПОРЯДОК ЗООПАГОВЫЕ (ZOOPAGALES)

Зоопаговые — это узкоспециализированная группа грибов, находящихся в почве, навозе, листовом опаде. Они являются облигатными паразитами или, возможно, хищниками почвенных амёб, нематод, личинок насекомых. Порядок включает около 10 видов из 3—4 родов. Мицелий очень тонкий, сначала неклеточный, но быстро становится многоклеточным. Поверхность гиф клейкая, что связано с улавливанием подвижных животных-хозяев: нематод, амёб и т.д.

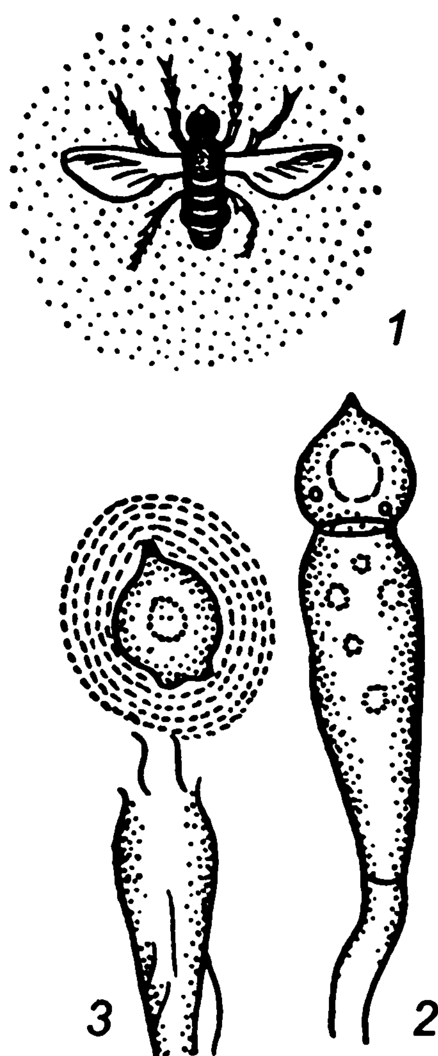



**Рис. 226.** *Entomophthora muscae.*

*1* — пораженная муха, окруженная порошком конидий; *2* — конидиеносец с конидией; *3* — «отстреливание» конидии

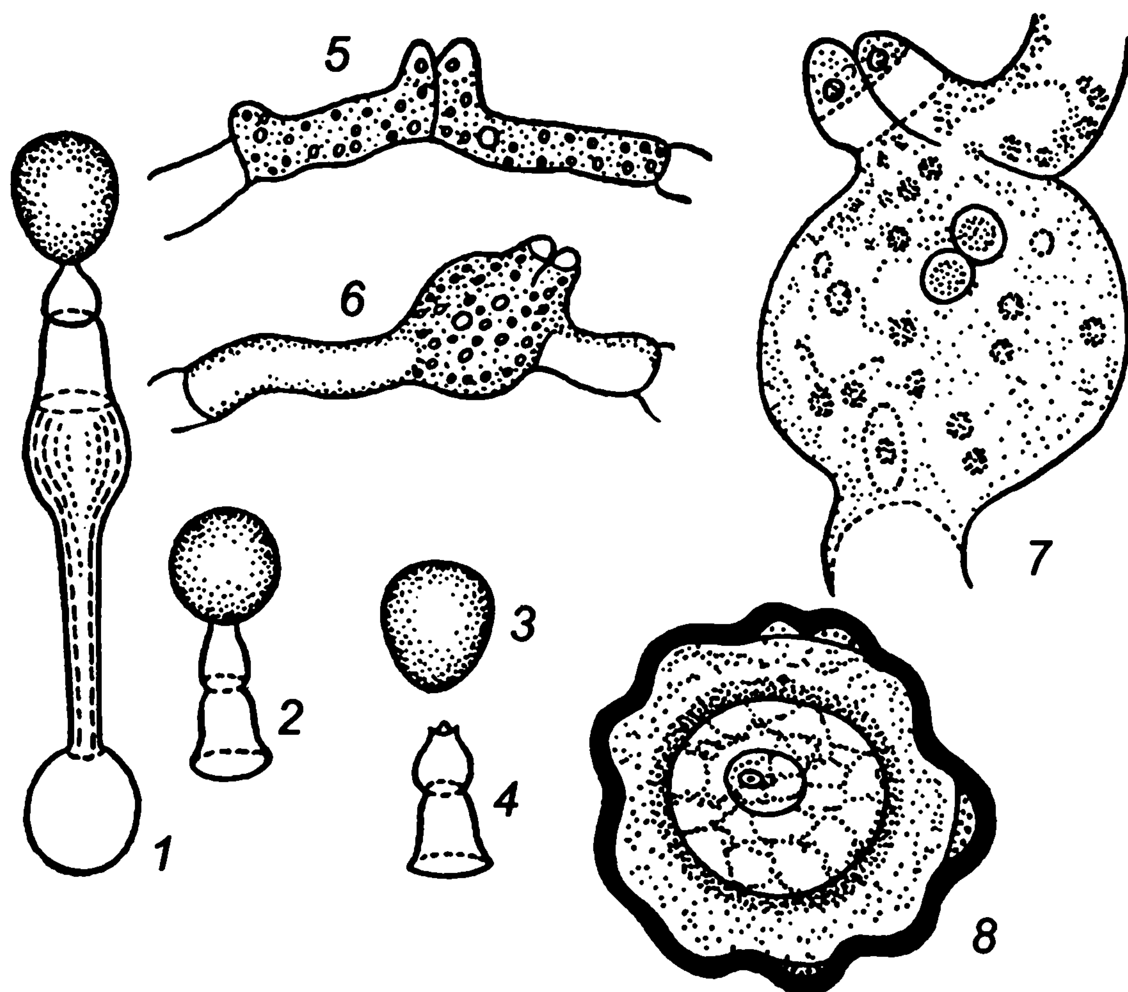



**Рис. 227.** *Basidiobolus ranarum.*

*1* — конидиеносец с конидией; *2* — верхушка конидиеносца, отделившаяся с конидией; *3* — конидия; *4* — верхушка конидиеносца; *5—8* — половой процесс и образование зиготы

Таллом у всех видов редуцирован. Он состоит из коротких гиф, развивающихся в теле хозяина, и конидиеносцев, выступающих наружу. Конидии бывают одиночными — они обычно образуются по бокам конидиеносца — или в цепочках, если формируются на его вершине. У некоторых видов конидии имеют отростки в виде закрученных нитей, что обеспечивает лучшее прикрепление к телу хозяина. На амёбах паразитируют виды рода зоопаге — *Zoopage*, у которых конидии развиваются в цепочках (рис. 228), и рода эндокохлус *Endocochlus* с одиночными конидиями (рис. 229).

На основе изложенного обзора класса зигомиты можно предположить, что эта группа грибов филогенетически связана с какими-то более примитивными, возможно, хитридиевыми грибами, утратившими подвижные стадии в связи с переходом к наземному образу жизни, что в свою очередь привело к морфологическим изменениям: развитию обильного неклеточного мицелия, возникновению спорангиоспор и конидий, зигогамии.

## Класс трихомицеты (Trichomycetes)

Класс Trichomycetes включает организмы, объединяемые скорее по эколого-трофическому признаку, чем по морфологии и циклам развития. Все они эндосимбионты или сапротрофы, обитатели кишечника или хитиновых покровов членистоногих, в основном насекомых. Относительно мало изученная группа.

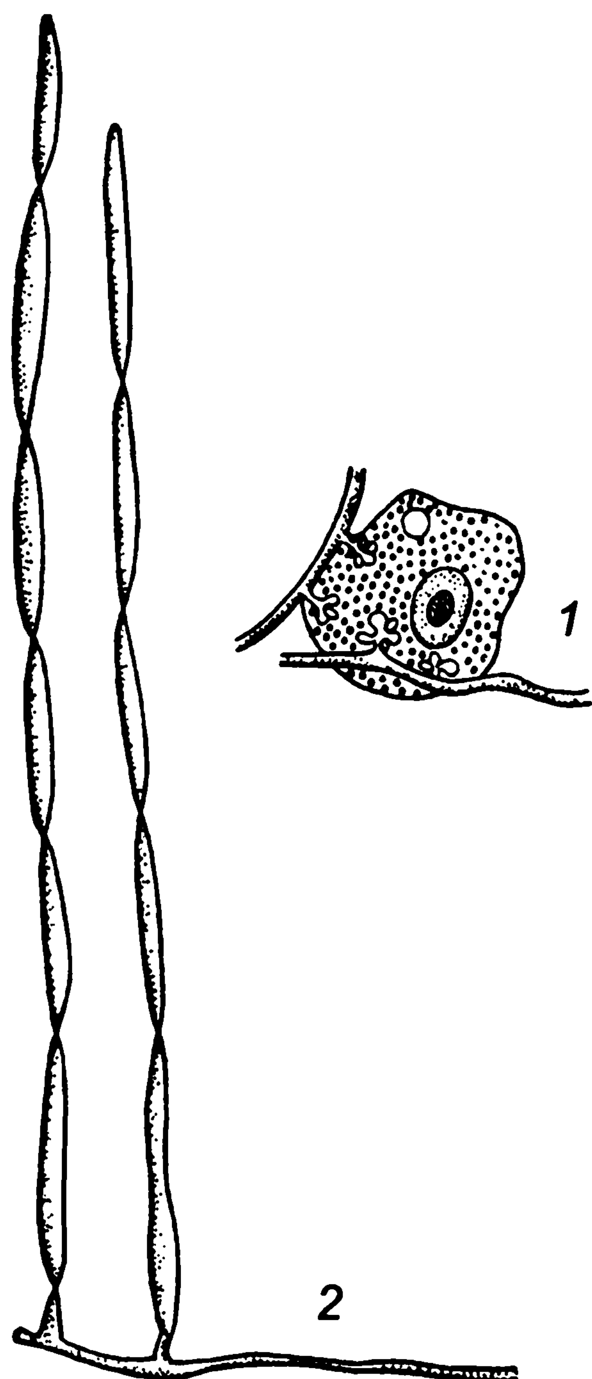



**Рис. 228.** *Zoopage.*
*1* — гриб с гаусториями в теле амёбы, *2* — гифы с цепочками конидий

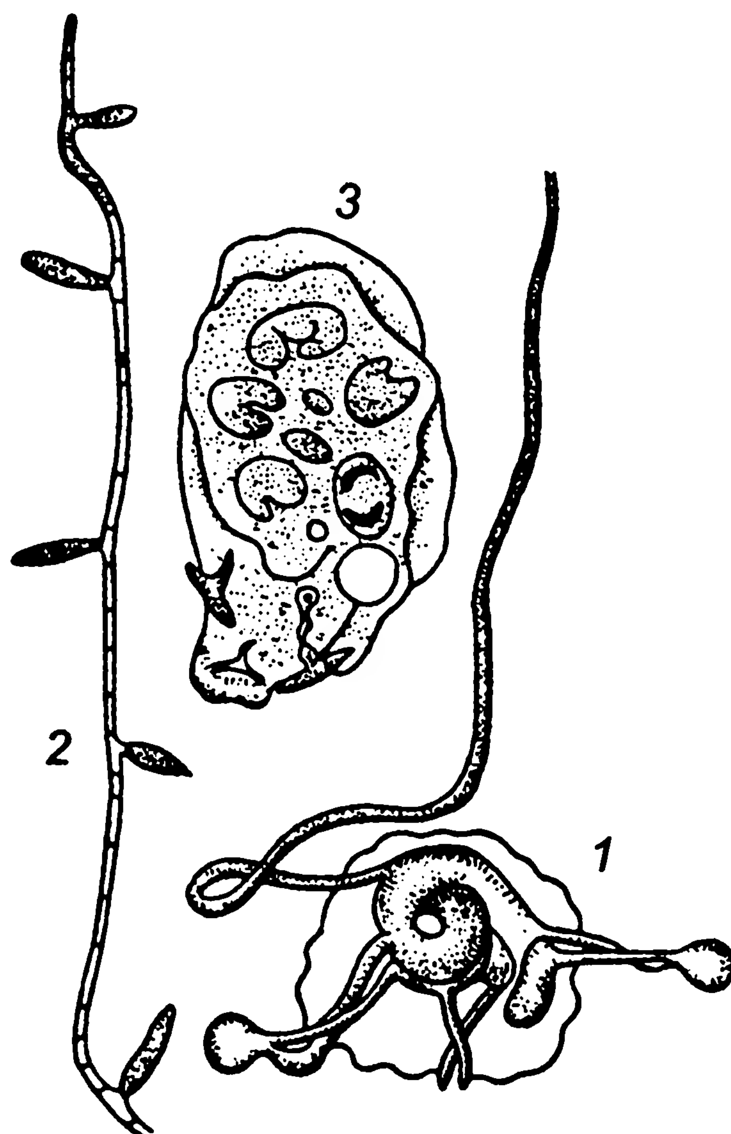



**Рис. 229.** *Endocochlus.*
*1* — таллом гриба с зигоспорами в теле амёбы; *2* — конидиеносец с конидиями; *3* — гриб в теле амёбы (ранняя стадия развития)

Вегетативное тело — многоядерный несептированный ветвящийся мицелий, реже — септированный с перфорированными перегородками.

Класс включает четыре порядка. Только у одного **порядка** — **Harpellales** известны типичный половой процесс (зигогамия) и типичные трихоспоры (конидии или односпоровые спорангиоли), несущие у места своего прикрепления к гифе 1 или 4 нитевидных тонкоисчерченных придатка. В начале развития придатки сначала скручены, а при созревании и отделении трихоспоры раскручиваются и, вероятно, служат для захвата соответствующего животного или прикрепления к нему (например, у *Harpella melusina*, растущего на мошках) (рис. 230). В состав клеточных стенок представителей этого порядка входит хитин. У представителей других порядков половой процесс может быть сильно упрощен. Это может быть слияние двух протопластов с ядрами, обособившимися в пределах одной нити, или могут сливаться 2 ядра, находящиеся в одной клетке.

Представители **порядка Asellariales** при бесполом размножении образуют цепочки «артроспор», развивающиеся из сегментов гиф (рис. 231, *2*). Химический состав клеточных стенок сходен с предыдущим порядком. Эти два порядка в последнее время помещают в класс *Zygomycetes* (Мюллер, Леффлер, 1995), оставляя в классе *Trichomycetes* 2 порядка.

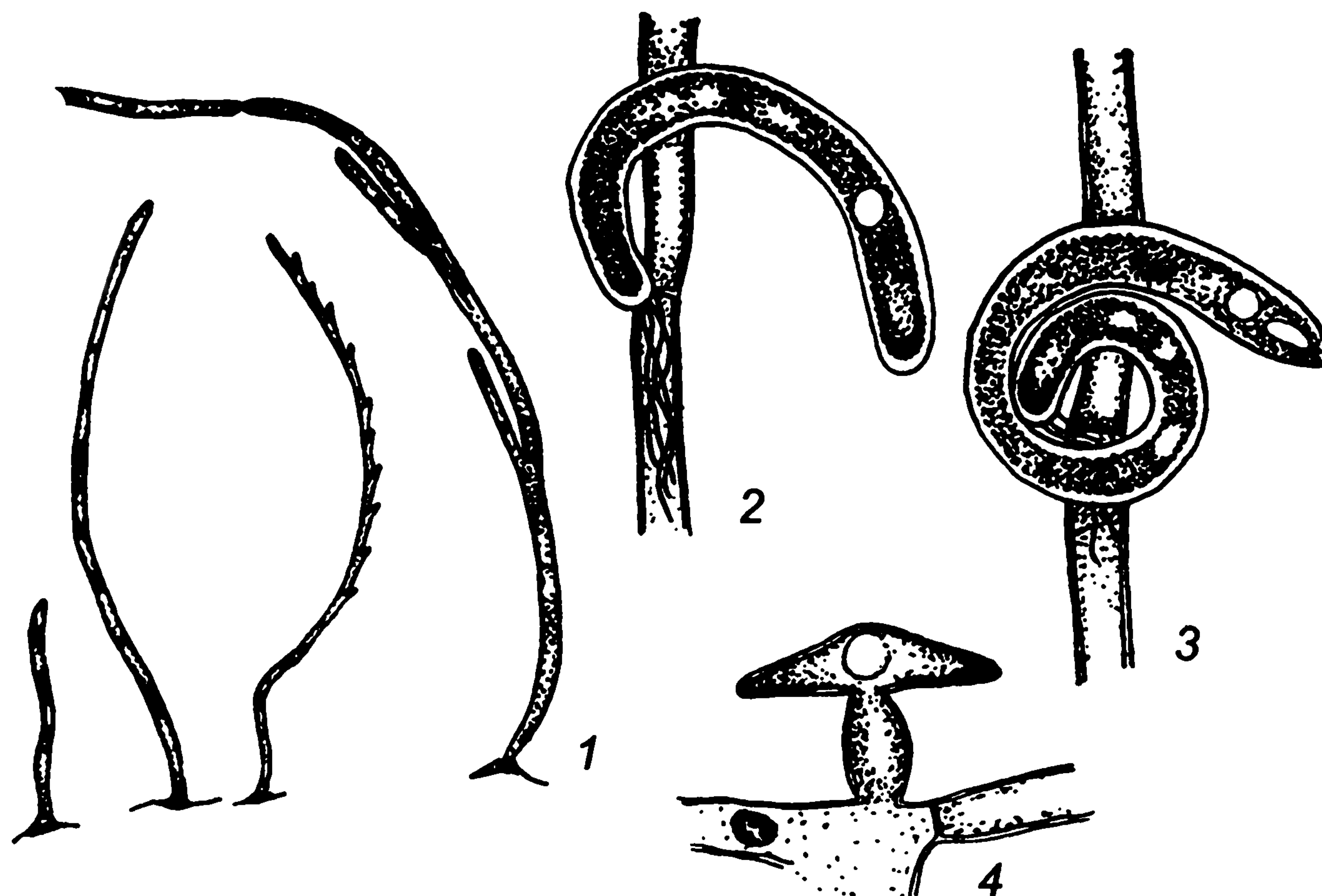



**Рис. 230.** *Harperella melusina.*

*1* — таллом и конидиеносец с конидиями (трихоспорами); *2* — трихоспора с придатками; *3* — отделяющаяся трихоспора; *4* — зигота

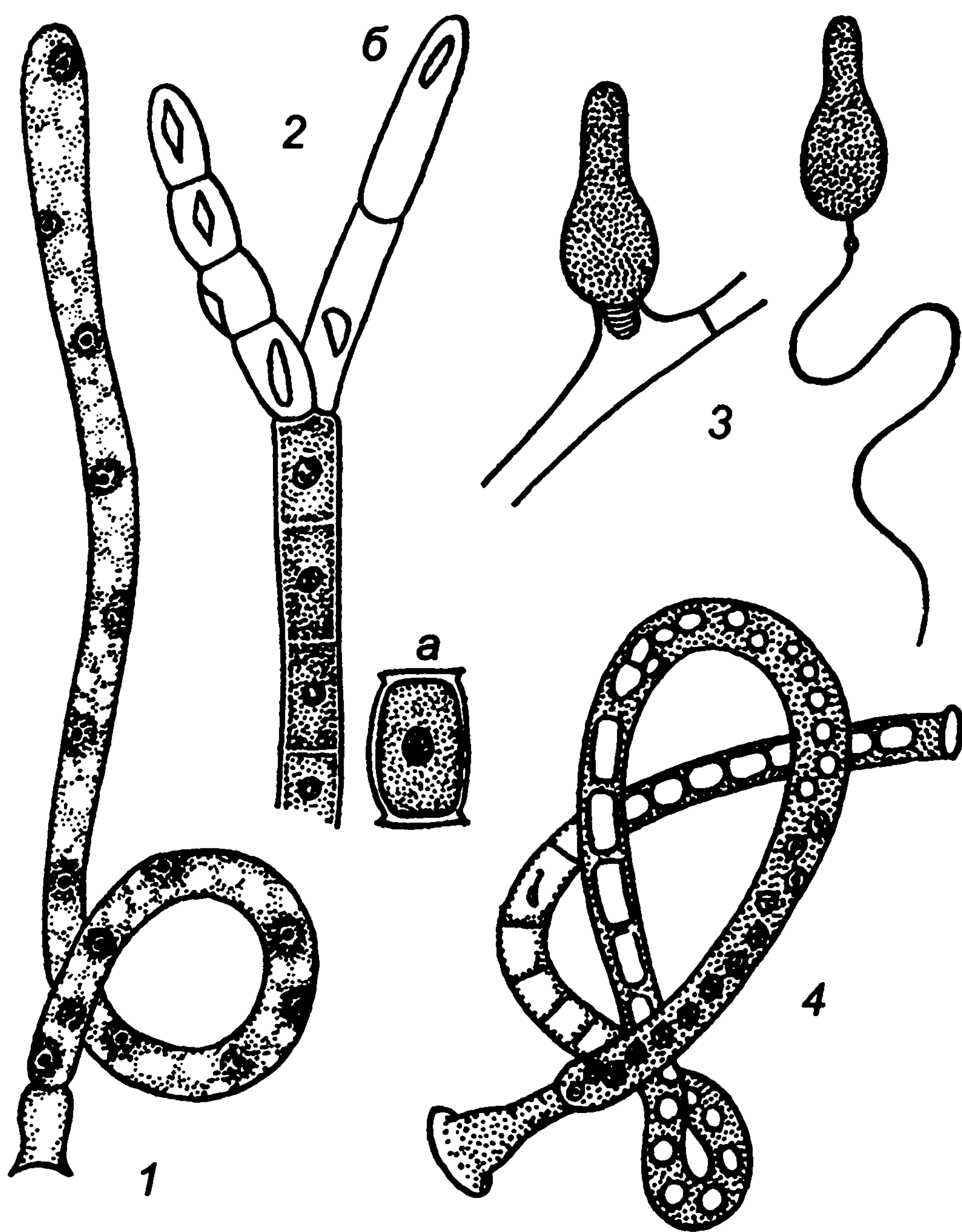



**Рис. 231.** Трихомицеты.

*1* — таллом (общий вид); *2* — *Asellaria*: *а* — спорангиоспора, *б* — верхушка таллома с пустыми спорангиями; *3* — конидии *Spartiella* с придатками до и после отделения от конидиеносца; *4* — общий вид таллома *Enterobryus elegans*

Виды **порядка Eccrinales** образуют небольшие одноосевые талломы, прикрепляющиеся к кишечнику или хитиновому покрову членистоногих подушкообразной присоской. Бесполое размножение осуществляется эндогенными спорангиоспорами в односпоровых или многоспоровых спорангиях. В клеточных стенках содержится целлюлоза. Хитина нет.

Для бесполого размножения видов **порядка Amoebidales** характерна амёбоидная стадия наряду со спорангиоспорами. Клеточные стенки состоят из галактозамина и галактана, что определяет изолированное положение амёбидовых в системе грибов.

Трихомицеты рассматривают как формальный таксон, объединяющий организмы с неизвестными филогенетическими связями. Хотя эта группа известна уже почти 150 лет, ее биология и тем более происхождение остаются неясными. Неясен также и характер их взаимоотношений с членистоногими, на которых они поселяются: паразитизм или комменсализм? Существует

предположение, что это не грибы, а водоросли, утратившие хлорофилл и приспособившиеся к жизни на водных членистоногих.

По разнообразию полового и особенно бесполого размножения, а также составу клеточной стенки можно предположить, что это сборная группа. Сходство в строении таллома может быть связано со сходным образом жизни на членистоногих.

# НАДОТДЕЛ ДИКАРИОМИЦЕТЫ (DIKARYOMYCOTERA)

Надотдел дикариомицеты включает два отдела: аскомицеты (*Ascomycota*) и базидиомицеты (*Basidiomycota*). Аскомицеты и базидиомицеты, несомненно, очень близкие группы. Это уже давно признавалось микологами, выдвигавшими гипотезы происхождения базидиомицетов от тех или иных групп аскомицетов или от их общего предка.

Можно отметить ряд важных таксономических признаков, объединяющих эти группы грибов:

- наличие в их циклах развития дикариотической фазы разной продолжительности;
- мицелий с септами разного строения, имеющими центральную пору;
- таллом преимущественно мицелиального строения, в отдельных группах — дрожжеподобный или имеется дрожжеподобная стадия в цикле развития;
- клеточная стенка хитин-глюканового типа с разной долей участия хитина; в дрожжеподобной фазе в клеточных стенках присутствуют маннаны;
- бесполое размножение конидиями;
- отсутствие подвижных стадий;
- тенденция к образованию плодовых тел.

Современные исследования в области молекулярной филогении подтвердили общее происхождение аскомицетов и базидиомицетов (рис. 232). В настоящее время дикариомицеты как таксон, объединяющий аскомицеты и базидиомицеты, признаются многими микологами.

Формально в надотдел дикариомицеты не входят дейтеромицеты (*Deuteromycota*), так как в их цикле развития нет дикариотической стадии, половой процесс утрачен, однако по происхождению эта полифилетическая группа связана с дикариомицетами, поскольку произошла в результате утраты половых стадий — телеоморф в разных группах аскомицетов и реже базидиомицетов.

Отделы различаются по: характеру образования мейоспор — эндогенному, в сумке (аскомицеты), или экзогенному — на базидиях (базидиомицеты), продолжительности дикариофазы в цикле развития, строению септ в мицелии, ультраструктуре клеточной стенки, ряду биохимических признаков (количественное соотношение хитина и глюканов в клеточной стенке, образование уреазы, наличие сидерохромов и др.) и ряду других особенностей.

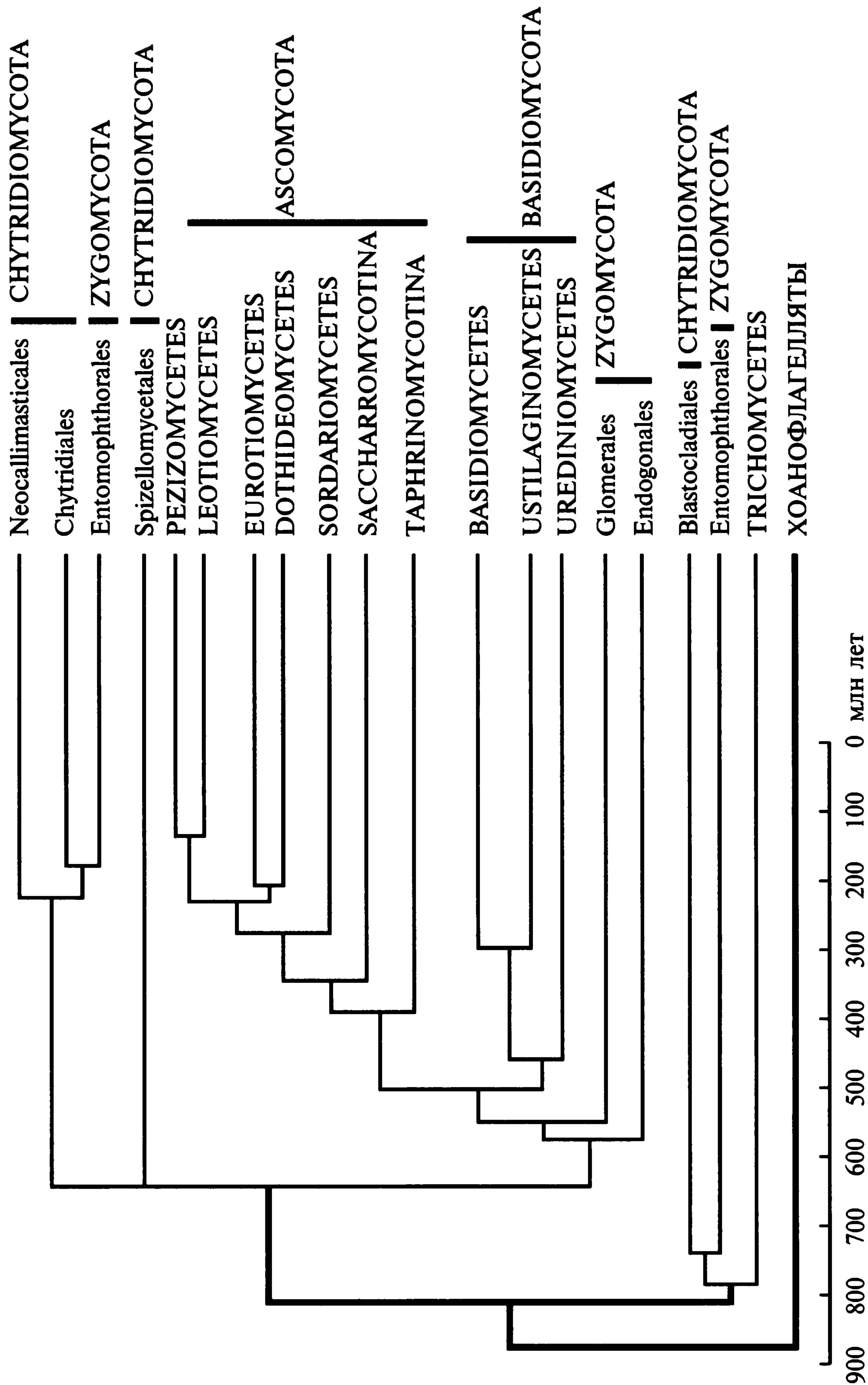



**Рис. 232.** Филогения Dicaryomycota (схема дана по: Берби, Тейлор, 2001)

# ОТДЕЛ АСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ (ASCOMYCOTA)

Аскомицеты — одна из обширнейших групп грибов, включающая около 30 000 видов, что составляет более 30% всех известных видов грибов. Многие микологи считают, что это самая большая по числу видов группа грибов (до 75% всех известных видов), если учитывать, что в нее включают лихенизированные грибы (рассматриваемые обычно как лишайники: см. с. 495), а в последнее время — также и дейтеромицеты (митотические, или анаморфные, грибы), связанные по происхождению с аскомицетами, даже если это анаморфные виды. Группа объединяет сапротрофные виды из разнообразных эколого-трофических групп, большое число паразитов, преимущественно растений, реже животных и грибов, а также симбиотрофов, к числу которых кроме лихенизированных грибов принадлежат микоризообразующие и эндофитные грибы.

Аскомицеты чрезвычайно разнообразны как по строению, так и по образу жизни. Сюда относятся, например, дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, многочисленные микроскопические грибы и грибы с крупными ***плодовыми телами*** (***аскомами***), размер которых нередко достигает нескольких сантиметров, а у некоторых видов — 10—30 см (сморчки, строчки и др.). Однако при всем разнообразии эти грибы связаны общим происхождением и наличием ряда общих признаков, что позволяет объединять их в один отдел.

Основной признак аскомицетов — ***образование мейоспор эндогенно, в сумках***, или ***асках***. Сумки — одноклеточные структуры, образующиеся в результате полового процесса и содержащие фиксированное число аскоспор, обычно восемь (см. рис. 234, *Г*).

Вегетативное тело аскомицетов — это разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из одноядерных или многоядерных клеток. ***Перегородки*** (***септы***) в мицелии образуются упорядоченно. Септы неслоистые, с простой центральной порой и тельцами Воронина. Септа развивается центрипетально — от стенок гифы к центру. В центре септы остается пора (рис. 233), через которую перемещается цитоплазма, а также могут мигрировать органеллы клетки, включая ядра. Поры в септах играют также важную роль в переносе питательных веществ по гифам в зону роста. Немногие сахаромицеты (например, виды *Dipodascus*) образуют септы с микроперфорацией (рис. 233, *Б*).

У некоторых низших аскомицетов (дрожжи) настоящего мицелия нет, и вегетативное тело представлено оди-

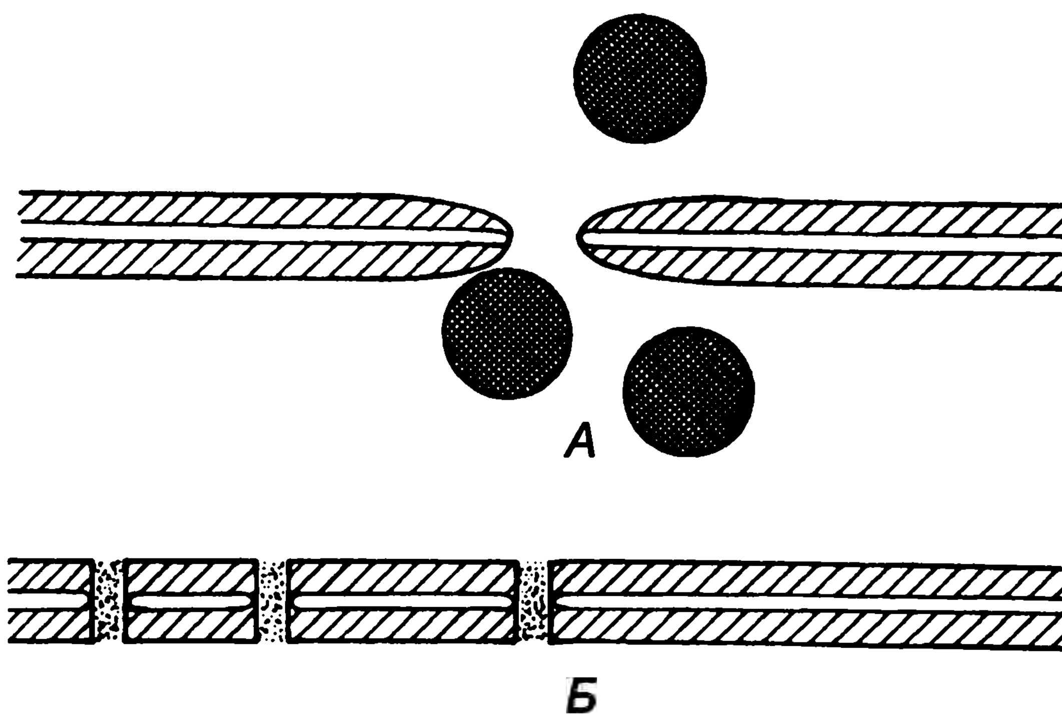



**Рис. 233.** Септа в мицелии аскомицетов: *А* — с центральной порой, *Б* — с микроперфорацией

ночными почкующимися или делящимися клетками, иногда образующими псевдомицелий (см. рис. 240). Дрожжеподобный рост при определенных условиях наблюдается и у некоторых мицелиальных аскомицетов, например у представителей порядков тафриновые (Taphrinales), онигеновые (Onygenales) и др.

Настоящие ткани у аскомицетов формируются редко. Исключение составляют высокоспециализированные паразиты из класса лябульбениомицеты (Laboulbeniomycetes), развивающиеся на членистоногих, преимущественно насекомых (порядок лябульбениевые — Laboulbeniales), а также представители порядка спатулоспоровые (Spathulosporales), паразиты красных водорослей. Их вегетативное тело состоит из настоящей ткани (см. рис. 267, *А*).

Основные полисахариды, входящие в состав клеточных стенок аскомицетов, — хитин и глюканы (полимеры D-глюкозы с β-1—3- и β-1—6-связями). Содержание хитина у аскомицетов ниже, чем у хитридиомицетов и базидиомицетов, и составляет не более 20—25% полисахаридов клеточной стенки (у некоторых хитридиомицетов — до 60%). У дрожжей хитин содержится в небольших количествах (например, у *Saccharomyces* около 1%), а у некоторых аскомицетов он отсутствует (схизосахаромицеты (Schizosaccaromycetes)). Большую часть полисахаридов клеточной стенки составляют глюканы (до 80—90%). У дрожжей в клеточных стенках кроме глюканов обнаружены маннаны — полимеры маннозы.

В цикле развития многих аскомицетов большую роль играет бесполое размножение. Стадия бесполого размножения — ***анаморфа***, или анаморфная стадия, — представлена конидиями, образующимися на гаплоидном мицелии экзогенно (реже эндогенно), на конидиеносцах разного строения. Конидиеносцы могут быть расположены на мицелии по-разному: одиночно, соединяясь в пучки (***коремии***) или подушечки (***спородохии***), а также образуя плотный слой на поверхности сплетения гиф (***ложа***) или внутри шаровидных или грушевидных структур с отверстием на вершине (***пикниды***). Типы конидиальных спороношений и способы образования конидий подробно описаны в разделе «Дейтеромицеты (Deuteromycota)» (с. 482).

Конидиальные спороношения развиваются в период вегетации грибов и служат для их массового расселения. У аскомицетов-паразитов они обычно образуются на живых растениях, а половые стадии — ***телеоморфы*** (за немногими исключениями) — после отмирания растения или его частей в конце вегетации или после перезимовки.

У некоторых аскомицетов анаморфы неизвестны, у других они преобладают в цикле развития. Иногда анаморфы образуются редко, их трудно обнаружить в природе и получить в искусственной культуре грибов, поэтому многие аскомицеты как в природе, так и в коллекциях культур чаще встречаются в конидиальной стадии.

Анаморфные стадии многих аскомицетов (а также базидиомицетов) имеют самостоятельные видовые наименования, нередко более распространенные, чем названия телеоморф. Например, многие пенициллы (*Penicillium*) и аспергиллы (*Aspergillus*), образующие телеоморфы, более известны под названием их анаморф. Так, широко используемый в генетических исследованиях аскомицет *Emericella nidulans* обычно называют *Aspergillus nidulans.*

В Международном кодексе ботанической номенклатуры, который регулирует употребление названий растений и грибов, содержится специальный параграф, разрешающий использовать наряду с основным видовым названием аскомицета (или базидиомицета), данным по его телеоморфе и относящимся ко всем его стадиям — холоморфе, также и название анаморфной стадии в тех случаях, когда речь идет именно об этой стадии гриба (более подробно правила использования названий растений и грибов приведены в Приложении, с. 539).

У большого числа грибов, встречающихся в природе в анаморфной стадии, половые стадии неизвестны. Такие грибы относят к отделу дейтеромицеты, или анаморфные грибы (с. 482).

Типичный для аскомицетов половой процесс — слияние двух специализированных клеток мицелия, не дифференцированных на гаметы. Такие клетки обычно называют гаметангиями, а тип полового процесса — гаметангиогамией. Однако «гаметангии» аскомицетов не гомологичны настоящим гаметангиям, в которых развиваются гаметы, а происходят, вероятно, от недифференцированных копулирующих ветвей мицелия соматогамных грибов. У мицелиальных низших аскомицетов из подотдела сахаромицеты (Saccharomycotina) половой процесс сходен с зигогамией зигомицетов. Гаметангии разного пола морфологически сходны (или малоразличимы) и представляют собой одноядерные или, реже, многоядерные выросты или веточки мицелия. После их слияния сразу наступает кариогамия, и сумка развивается непосредственно из зиготы. В многоядерных гаметангиях аскомицетов сливаются только два ядра. Зигота не переходит в состояние покоя, а сразу развивается в сумку. В цикле развития этой группы имеются, таким образом, только гаплоидная и диплоидная стадии.

У высших аскомицетов из подотдела эуаскомицеты (Euascomycotina) наблюдаются дифференциация и усложнение строения гаметангиев. Женский гаметангий состоит обычно из двух частей — аскогона и нитевидно вытянутой трихогины, мужской гаметангий — антеридий — одноклеточный. При слиянии содержимое антеридия по трихогине переходит в аскогон. После плазмогамии гаплоидные ядра разного пола сразу не сливаются, а объединяются попарно, образуя ***дикарион***. Из аскогона вырастают ***аскогенные гифы***, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Эти гифы ветвятся и разделяются септами на двухъядерные клетки. На аскогенных гифах развиваются сумки (рис. 234, *А—Г*). При этом конечная клетка аскогенной гифы загибается крючком, ядра дикариона располагаются в месте перегиба и одновременно делятся. Пара ядер разных типов спаривания остается в месте перегиба крючка, одно ядро переходит в кончик крючка, еще одно — в его основание. Затем образуются две перегородки, отделяющие одноядерные конечную и базальную клетки крючка. В результате слияния этих клеток восстанавливается дикарион и крючок может сформироваться повторно. Средняя двухъядерная клетка крючка развивается в сумку (рис. 234, *В—Г*; 235). Сумка увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются, диплоидное ядро делится редукционно и митотически, вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры.

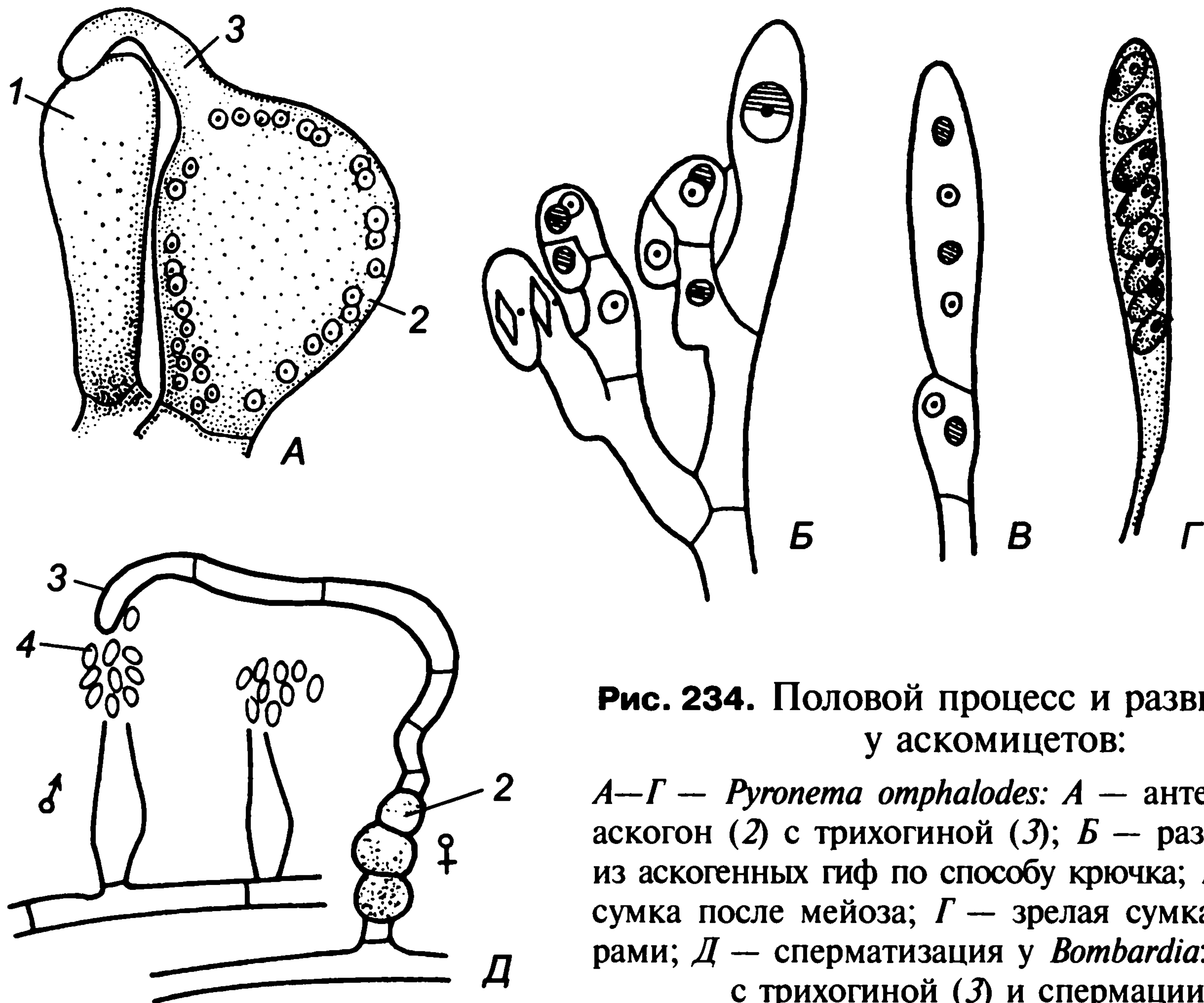



**Рис. 234.** Половой процесс и развитие сумок у аскомицетов:

*А—Г* — *Pyronema omphalodes*: *А* — антеридий (*1*) и аскогон (*2*) с трихогиной (*3*); *Б* — развитие сумок из аскогенных гиф по способу крючка; *В* — молодая сумка после мейоза; *Г* — зрелая сумка с аскоспорами; *Д* — сперматизация у *Bombardia*: аскогон (*2*) с трихогиной (*3*) и спермации (*4*)

Типичный способ развития сумок был впервые описан П. Клауссеном у дискомицета *Pyronema omphalodes* в начале XX в. У некоторых аскомицетов, например в порядках онигеновые (Onygenales) и эвроциевые (Eurotiales), сумки образуются на аскогенных гифах иными способами: цепочками по ходу аскогенных гиф, из их конечных клеток или боковых выростов.

По способу формирования аскоспоры аскомицетов отличаются от спорангиоспор зародышевого спорангия зигомицетов. Если при образовании спорангиоспор происходит раскалывание цитоплазмы спорангия, аскоспоры развиваются по способу так называемого «***свободного образования клеток***»: часть цитоплазмы сумки обособляется вокруг ядер и одевается клеточной стенкой. При этом аскоспоры у низших аскомицетов и эуаскомицетов формируются по-разному: у первых наблюдается индивидуальное выделение каждой аскоспоры мембраной, у последних аскоспоры обособляются в результате инвагинации первоначально общей мембраны. В сумке аскоспоры окружены неиспользованной на их формирование цитоплазмой — эпиплазмой. К моменту созревания аскоспор в цитоплазме гликоген превращается в сахар, тургорное давление в сумке резко возрастает, и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние от долей миллиметра до 10 см и более.

В результате образования аскогенных гиф увеличивается число сумок, а следовательно, и аскоспор, развивающихся из одного аскогона. Формирование сумок по способу крючка с восстановлением дикариона в его базальной клетке и повторным образованием крючков обеспечивает расположение сумок пучком или слоем, что облегчает активное освобождение аскоспор.

В цикле развития высших аскомицетов чередуются, таким образом, три фазы: длительная — гаплоидная, в течение которой происходит бесполое размножение, непродолжительная — дикариотическая (аскогенные гифы) и очень короткая — диплоидная (молодая сумка с диплоидным ядром).

Для многих аскомицетов характерна морфологическая редукция полового процесса. У некоторых представителей этого отдела антеридии отсутствуют или не функционируют. В этом случае их функции могут выполнять конидии, вегетативные гифы или мелкие специализированные клетки, называемые ***спермациями***. Спермации часто образуются на другом мицелии, на значительном расстоянии от аскогона, и переносятся каплями дождя, насекомыми или токами воздуха. У многих аскомицетов трихогина хемотропична и подрастает к спермациям или конидиям совместимого типа (см. рис. 234, *Д*).

В том случае, когда отсутствуют оба гаметангия, дикариотизация происходит в результате слияния клеток вегетативных гиф одного или совместимых мицелиев — соматогамии. Иногда дикарионы формируются без слияния клеток — в результате попарной ассоциации ядер в аскогоне или в вегетативных клетках гифы.

Среди аскомицетов встречаются как гомоталличные, так и гетероталличные виды, причем гетероталлизм здесь биполярный.

По строению стенки и функциям сумки аскомицетов подразделяют на две большие группы: ***прототуникатные*** и ***эутуникатные***. Прототуникатные сумки имеют тонкую недифференцированную стенку, которая разрушается или растворяется, пассивно освобождая аскоспоры. Такая сумка служит только местом формирования спор, но не участвует активно в их распространении. Эутуникатные сумки характеризуются более плотными стенками, часто со специальными приспособлениями для вскрывания сумки. Строение стенки эутуникатных сумок может быть двух типов. Стенка ***унитуникатных*** сумок (рис. 235, *А*) относительно тонкая, однородная и выглядит однослойной, хотя и состоит из двух слоев; на вершине сумок имеется апикальный аппарат различного строения, служащий для их вскрывания. ***Битуникатные*** сумки имеют ясно двухслойную стенку, состоящую из жесткого наружного и эластичного внутреннего слоев (рис. 235, *Б*). При созревании аскоспор наружный слой стенки разрушается начиная с вершины, внутренний слой под действием повышенного тургорного давления растягивается, и аскоспоры активно выбрасываются из сумки. Битуникатные сумки с полностью расслаивающейся стенкой называют также ***фисситуникатными***. Эутуникатные сумки, вторично утратившие способность к активному освобождению аскоспор, называют псевдопрототуникатными.

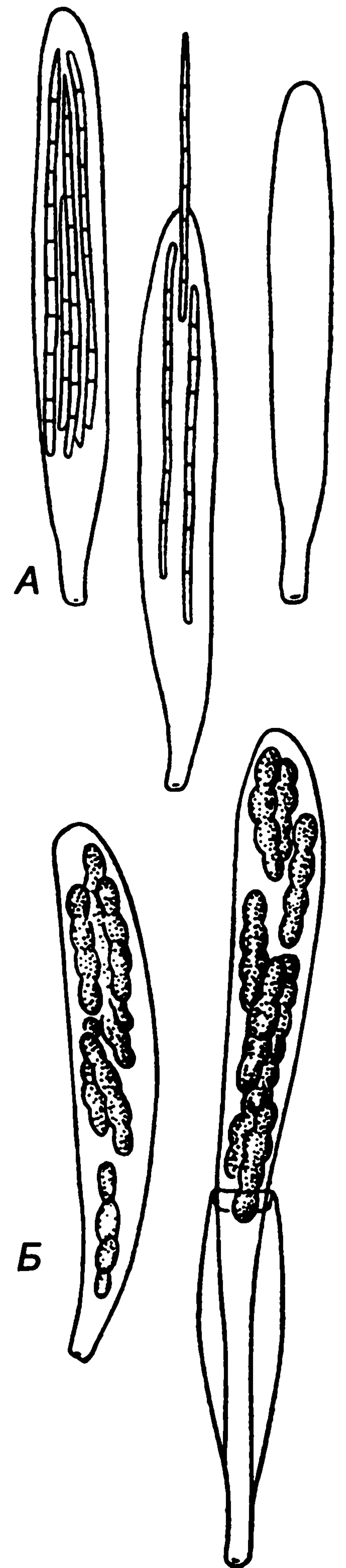



**Рис. 235.** Типы сумок:

*А* — унитуникатные, *Б* — битуникатные

У большинства низших аскомицетов и аскомицетов с замкнутыми плодовыми телами форма сумок округлая или эллипсоидная, а у групп с активным выбрасыванием аскоспор — булавовидная или цилиндрическая.

В сумке аскомицетов обычно образуется восемь аскоспор, однако наблюдаются многочисленные отклонения от типа. Сокращение числа аскоспор происходит в результате уменьшения числа делений ядра (например, образование четырех аскоспор у *Magnusiomyces magnusii*) или дегенерации части гаплоидных ядер в формирующейся молодой сумке (например, развитие двух аскоспор у сморчковой шапочки (*Verpa bohemica*)). Число аскоспор увеличивается или при возрастании числа делений ядер в сумке (например, у некоторых представителей порядка Sordariales, семейства Thelebolaceae и др.), или в результате почкования аскоспор в сумке (например, у порядка тафриновые (*Taphrinales*)).

Форма аскоспор разнообразна — от шаровидных или эллипсоидных до нитевидных. Они могут быть одноклеточными или иметь поперечные перегородки, реже — поперечные и продольные перегородки (муральные аскоспоры). У некоторых аскомицетов аскоспоры имеют разнообразные придатки, играющие роль в их распространении, например слизистые обвертки и придатки у копротрофных грибов.

У низших аскомицетов сумки образуются непосредственно на мицелии или как одиночные клетки, а у высших — в специальных вместилищах: ***плодовых телах*** (***аскомах***) и ***аскостромах***. Различают следующие типы плодовых тел (см. рис. 241): ***клейстотеций*** — полностью замкнутое плодовое тело, ***перитеций*** — полузамкнутое, обычно кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине, и ***апотеций*** — открытое, обычно чашевидное плодовое тело, на верхней стороне которого расположен ***гимений*** — слой сумок и стерильных элементов — парафиз. Клейстотеции, перитеции и апотеции — настоящие плодовые тела, развивающиеся по ***аскогимениальному типу***. ***Перидий*** (***оболочка***) такого плодового тела образуется после плазмогамии: гаплоидные вегетативные гифы оплетают аскогенные гифы и сумки, формируя плотную плектенхиму.

Настоящие плодовые тела могут развиваться непосредственно на мицелии или в ***стромах*** — плотных сплетениях гиф различной формы, размера и консистенции. Однако в отличие от аскостром они всегда имеют собственный перидий, заметный хотя бы на ранних стадиях развития.

Аскострома развивается по ***асколокулярному типу***. Сначала закладывается строма из переплетающихся гиф. В ней образуются аскогоны и происходит половой процесс. Аскогенные гифы и появляющиеся на них сумки раздвигают или разрушают плектенхиму стромы, освобождая в ней полость — ***локулу***. Каждая локула содержит одну или несколько сумок. Строма над локулой разрушается, образуя отверстие, через которое освобождаются аскоспоры. В аскостроме формируются от одной до многочисленных локул. По внешнему виду аскостромы часто похожи на настоящие перитеции, но отличаются от них отсутствием собственного перидия: их оболочкой служит ткань стромы. Такие аскостромы называют также ***псевдотециями***.

Аскомицеты широко распространены в природе во всех географических зонах. Они обитают как сапротрофы в почве, лесной подстилке, на разнообразных растительных субстратах (древесина, отмершие части растений и т.д.). Некоторые группы аскомицетов заняли экологические ниши, недоступные для других грибов.

Так, кератинофильные грибы развиваются на субстратах животного происхождения, содержащих кератин. Некоторые аскомицеты обитают в морях или пресноводных водоемах на погруженной в воду древесине. Большая группа аскомицетов из разных таксономических групп приспособлена к развитию на экскрементах различных животных, преимущественно травоядных. Сапротрофные аскомицеты активно участвуют в минерализации органических веществ в природе, особенно в разложении растительных остатков, содержащих целлюлозу. Ряд аскомицетов вызывает плесневение и порчу разнообразных материалов и изделий, а также пищевых продуктов.

Многочисленные аскомицеты паразитируют на высших растениях, грибах, водорослях, лишайниках, животных и человеке. Они вызывают серьезные заболевания культурных и дикорастущих растений (мучнистую росу, паршу яблони и груши и многие другие), болезни человека и животных (дерматомикозы, глубокие микозы, микотоксикозы и др.).

В то же время многие представители этого отдела широко используются в биотехнологии как продуценты биологически активных веществ — антибиотиков, витаминов, ферментов, алкалоидов, кормового белка, как возбудители спиртового брожения в хлебопечении, пивоварении и виноделии, а также как агенты биологического контроля болезней и вредителей растений. Наконец, некоторые аскомицеты используются как модельные объекты в биохимических и генетических исследованиях.

**Система аскомицетов** претерпела существенные изменения в течение последнего десятилетия. В прошлом аскомицеты подразделяли на основе наличия или отсутствия плодовых тел на две группы: гемиаскомицеты, или голосумчатые (плодовые тела отсутствуют, сумки образуются непосредственно на мицелии, прототуникатные), и эуаскомицеты, или плодосумчатые (сумки образуются в аскомах или аскостромах, преимущественно эутуникатные). В некоторых системах эуаскомицеты понимали в более узком смысле и выделяли в этот таксон только аскомицеты с настоящими плодовыми телами, принимая таксоны такого же ранга для локулоаскомицетов (аскомицеты с аскостромами) и лябульбениомицетов (аскомицеты с тканевыми талломами). Наконец, некоторые микологи подразделяли эуаскомицеты на таксоны соответственно типам плодовых тел — плектомицеты, пиреномицеты и дискомицеты, ограничивали таксоны такого же ранга для локулоаскомицетов и лябульбениомицетов (табл. 7).

*Таблица 7*

**Системы аскомицетов, наиболее распространенные во второй половине XX в.**

| Luttrell, 1951, 1955 | Ainsworth, 1966, 1971 |
|---|---|
| Ascomycetes*<br>Hemiascomycetidae<br>Euascomycetidae<br>Loculoascomycetidae | Ascomycotina*<br>Hemiascomycetes<br>Plectomycetes<br>Pyrenomycetes<br>Discomycetes<br>Loculoascomycetes<br>Laboulbeniomycetes |

* В таблице сохранены ранги таксонов оригинальных работ.

С 90-х годов прошлого века в систематике аскомицетов начинают широко использоваться молекулярные методы. Молекулярная систематика, или геносистематика, на основании определения нуклеотидных последовательностей отдельных генов или участков ДНК и построения методами кладистики филогенетических деревьев и оценки их достоверности позволяет с той или иной степенью вероятности судить о филогенетических связях таксонов любого ранга и их монофилии или полифилии.

По данным анализа нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК и ряда других генов (28S рРНК, РНК полимеразы II, β-тубулина и др.) были выделены три группы аскомицетов, принятые в современной системе в ранге подотделов:

1. Базальная группа, включающая часть гемиаскомицетов — порядки тафриновые (Taphrinales), протомицетовые (Protomycetales), схизосахаромицетовые (Schizosaccharomycetales) и некоторые другие группы, выделяемая в подотдел ***тафриномицеты***, или ***архиаскомицеты*** (Taphrinomycotina = Archiascomycotina). Это наиболее древняя группа, исходная для остальных аскомицетов (см. рис. 232). Предполагают, что ее расхождение с остальными группами аскомицетов произошло в силуре (около 410 млн лет назад), а расхождение групп самих архиаскомицетов — в карбоне (около 320 млн лет назад). Результат этого — значительное расхождение порядков архиаскомицетов и невозможность дать их общую характеристику.

2. Подотдел ***гемиаскомицеты***, или ***сахаромицеты*** (Hemiascomycotina, или Saccharomycotina), принимаемый в сокращенном виде после исключения таксонов, вошедших в архиаскомицеты. Объединяет как почкующиеся дрожжи, так и разнообразную группу мицелиальных грибов.

3. Подотдел ***эуаскомицеты***, или ***пезизомицеты*** (Euascomycotina, или Pezizomycotina), объединяющий все аскомицеты с настоящими плодовыми телами или аскостромами и наличием в цикле развития дикариотической фазы. Включает эуаскомицеты, локулоаскомицеты и лябульбениомицеты предыдущих систем (табл. 7).

## ***ПОДОТДЕЛ ТАФРИНОМИЦЕТЫ, ИЛИ АРХИАСКОМИЦЕТЫ (TAPHRINOMYCOTINA, ИЛИ ARCHIASCOMYCOTINA)***

Подотдел Taphrinomycotina — очень разнородная по морфологии и другим признакам группа аскомицетов, выделенная на основании данных молекулярных исследований. Включает хорошо известные микологам порядки тафриновые (Taphrinales) и протомицетовые (Protomycetales), объединяемые в класс тафриномицеты (*Taphrinomycetes*), а также делящиеся дрожжи схизосахаромицеты (класс Schizosaccharomycetes с одним порядком), классы пневмоцистидомицеты (Pneumocystidomycetes) — паразиты животных, ранее относимые к протистам, и неолектомицеты (Neolectomycetes) — аскомицеты с булавовидными плодовыми телами, покрытыми гимением, состоящим только из сумок.

# Класс тафриномицеты (Taphrinomycetes)

Класс тафриномицеты включает два порядка: тафриновые (Taphrinales) и протомицетовые (Protomycetales).

## ПОРЯДОК ТАФРИНОВЫЕ (TAPHRINALES)

Порядок объединяет около 100 видов грибов — паразитов высших растений, вызывающих гипертрофию и деформацию органов. Сумки располагаются на мицелии плотным слоем под кутикулой пораженных органов. Плодовых тел нет. Дикариотический мицелий распространяется под эпидермисом и по межклетникам в тканях растений. Мицелий однолетний или многолетний, зимующий в трещинах коры или в почках пораженных растений.

К порядку тафриновые относится один род тафрина (*Taphrina*), виды которого паразитируют на представителях разных семейств растений, но особенно часто на розоцветных, а также березовых, ивовых, буковых и др. Это высокоспециализированные паразиты, поражающие лишь определенные органы одного или близкородственных растений. Развиваясь на них, тафриновые вызывают разнообразные деформации пораженных органов: курчавость листьев (рис. 236), «дутые плоды», или «кармашки» (рис. 237), «ведьмины метлы» и галлы. Возникновение таких деформаций вызвано тем, что тафриновые способны синтезировать фитогормоны, стимулирующие рост, — β-индолилуксусную кислоту и вещества типа цитокининов, а также стимулировать их синтез самим растением. Под действием фитогормонов клетки растений гипертрофируются, увеличивается скорость их деления при одновременном нарушении процессов дифференциации, что приводит к изменению размеров и деформации пораженных органов.

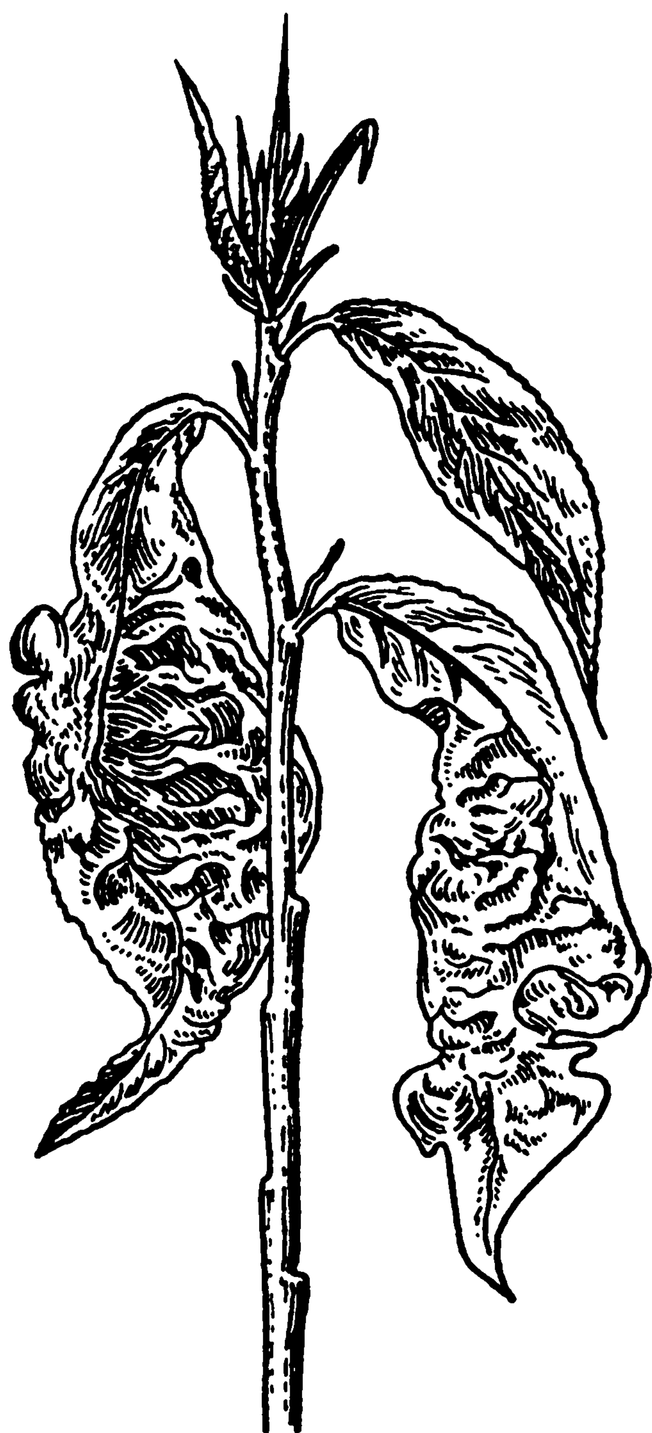


**Рис. 236.** Курчавость листьев персика, вызываемая *Taphrina deformans*



**Рис. 237.** Ветка сливы с плодами, пораженными *Taphrina pruni*

Цикл развития тафриновых можно рассмотреть на примере *Taphrina deformans* — возбудителя курчавости листьев персика (рис. 238). Аскоспоры этого гриба зимуют в трещинах коры и в почках растения, где могут почковаться в гаплоидной фазе. Дикариотизация у тафриновых происходит весной в результате копуляции гаплоидных аскоспор или продуктов их почкования. У многих из них обнаружен гетероталлизм. У некоторых видов дикарион образуется при делении ядра в почкующихся клетках. Дикариотический мицелий заражает листья при распускании почек. Пораженные листья увеличиваются в размерах, их листовые пластинки утолщаются, хотя жилки листьев недоразвиваются и остаются укороченными. Такие листья имеют волнистую «курчавую» поверхность и желтую, розоватую, а позднее бурую окраску. Дикариотический мицелий гриба распространяется по межклетникам в ткани листа, а на его гифах, расположенных под кутикулой на нижней поверхности листа, развиваются сумки. В двухъядерных аскогенных клетках гиф, расположенных между эпидермисом и кутикулой листа, происходит кариогамия. В верхней части аскогенной клетки образуется вырост, и аскогенная клетка делится на две. Ядро в нижней клетке-ножке дегенерирует, а верхняя клетка развивается в сумку. В ней происходят мейоз и митотическое деление ядер, и вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры. Аскоспоры способны почковаться, поэтому сумки тафриновых нередко бывают вторично-многоспоровыми. Сумки образуют под кутикулой плотный слой. Созревая, они прорывают кутикулу листа и оказываются на его поверхности.

Другой широко распространенный вид тафриновых, *T. pruni*, поражает сливу, вишню, алычу, терн и черемуху, вызывая у них образование так называемых «дутых плодов», или «кармашков». У пораженных плодов разрастается перикарп (рис. 237), косточка не развивается, вместо нее остается полость. У черемухи кроме этого появляется махровость цветков, утолщаются тычинки и чашелистики. Мицелий у *T. pruni* многолетний; он зимует в тканях побегов, а также в почках растения.

У вишни, пораженной видом *T. cerasi*, образуется «ведьмина метла» — густые скопления укороченных, сильноразветвленных побегов с мелкими, быстро опадающими листьями. Многочисленные тафриновые вызывают деформацию листьев у целого ряда лиственных деревьев — березы, ольхи, клена. Кроме того, у березы, клена, граба, а также у других деревьев образуются «ведьмины метлы».

Тафриновые — одна из наиболее древних групп аскомицетов (см. рис. 232). Предполагают, что близкий к ним гипотетический гриб *Prototaphrina*, имевший дикариотический мицелий и паразитировавший на папоротниках, был общим предком аско- и базидиомицетов.

## *ПОДОТДЕЛ САХАРОМИЦЕТЫ, ИЛИ ГЕМИАСКОМИЦЕТЫ (SACCHAROMYCOTINA, HEMIASCOMYCOTINA)*

Этот небольшой подотдел объединяет примитивные аскомицеты, у которых нет плодовых тел и сумки развиваются непосредственно на мицелии или из одиночных клеток. В цикле развития отсутствует дикариотическая фаза. Подотдел

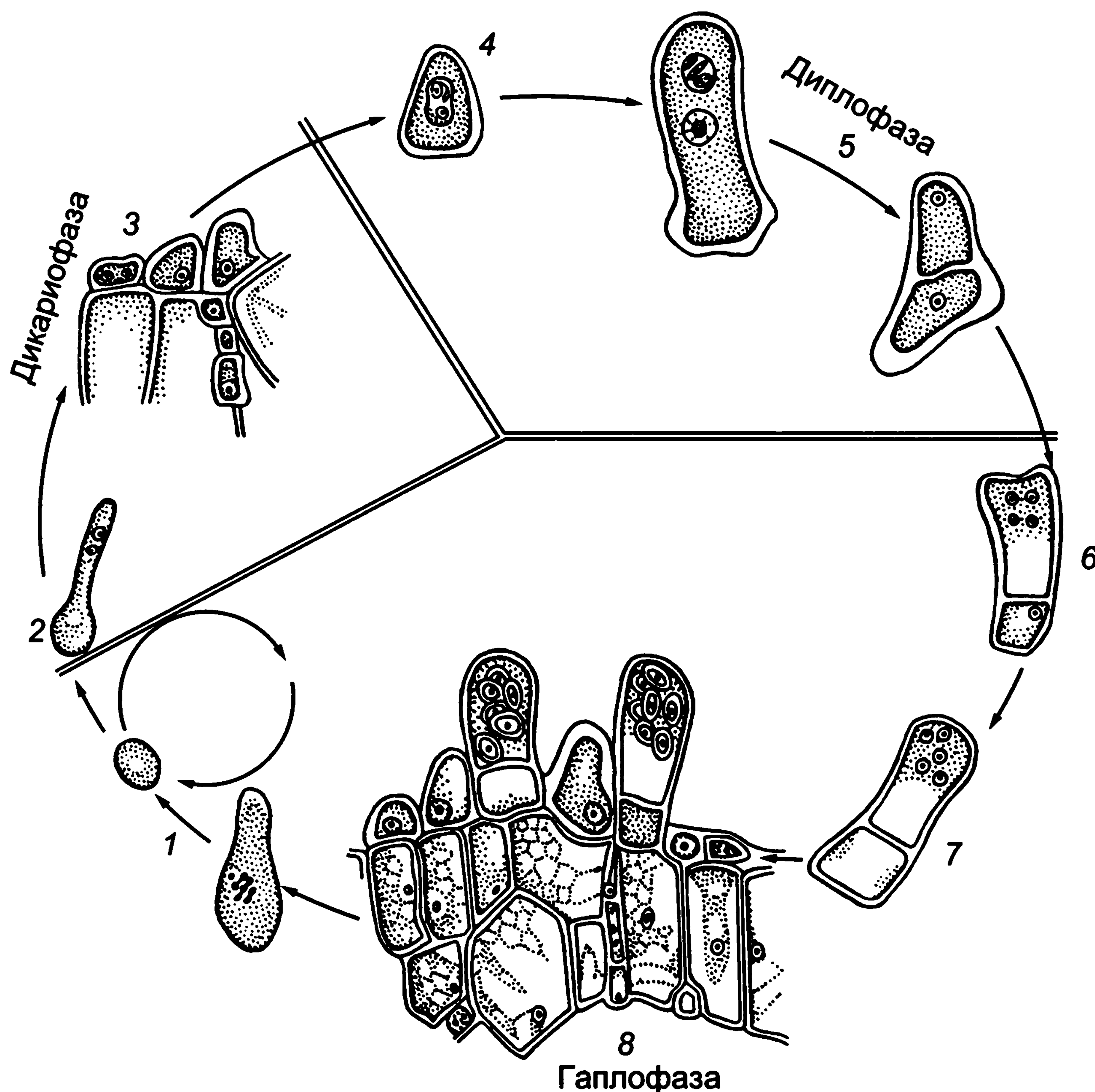



**Рис. 238.** Цикл развития *Taphrina*:

*1* — почкование аскоспор; *2* — дикариотизация; *3* — дикариотический мицелий в растении; *4* — слияние ядер дикариона; *5* — деление диплоидного ядра и образование материнской клетки сумки; *6, 7* — развитие сумки; *8* — слой сумок на поверхности пораженного органа растения

включает только один класс — сахаромицеты (Saccharomycetes) с одним порядком и несколькими семействами.

Для мицелиальных сахаромицетов (диподасковые — Dipodascaceae и сахаромикопсидные — Saccharomycopsidaceae) характерно образование на мицелии одиночных сумок, развивающихся непосредственно из зиготы без участия аскогенных гиф. У относящихся к этому классу дрожжей настоящий мицелий отсутствует, клетки размножаются почкованием, и сумки формируются как одиночные свободные клетки. Смена ядерных фаз в цикле развития сахаромицетов может быть разных типов. Сюда относятся как типичные гаплобионты (*Dipodascus*, *Saccharomycopsis* и многие другие), так и грибы с продолжительной диплоидной фазой (например, пекарские дрожжи — *Saccharomyces cerevisiae*) и даже представители, у которых гаплоидны только аскоспоры (например, виды рода *Saccharomycodes*).

Большинство сахаромицетов — сапротрофы, обитающие на поверхности плодов и вегетативных частей растений, в нектаре цветков, в истечениях растений, на древесине, в почве, некоторые из них развиваются в ассоциациях с насекомыми. Паразитов в этой группе немного, например виды рода *Eremothecium*, развивающиеся на лесном орехе и фисташках, на коробочках хлопчатника и плодах других растений, и *Dipodascus* — на пластинках осеннего опенка. Большое практическое значение имеют дрожжи — возбудители спиртового брожения, а также продуценты некоторых витаминов, например широко используемые для производства рибофлавина *Eremothecium ashbyi* и *Ashbya gossypii.*

У небольшого рода *Dipodascus* образуется хорошо развитый мицелий, а на нем — цилиндрические, обычно многоспоровые сумки. Виды этого рода встречаются в истечениях растений, на древесине, в почве, на других грибах и не имеют практического значения. Однако этот род хорошо изучен, так как обнаруживает черты сходства с зигомицетами, и в течение многих лет рассматривался как возможное связующее звено между аскомицетами и их гипотетическими предками, близкими к современным зигомицетам. В дальнейшем было показано, что многие признаки (например, состав полисахаридов клеточных стенок и др.), а также данные молекулярной филогенетики не подтверждают эту гипотезу.

У *D. albidus*, обитающего в истечениях различных растений, хорошо развит мицелий, состоящий из крупных многоядерных клеток до 100 мкм длиной. На нем закладываются многоядерные гаметангии, различающиеся по размеру. После слияния гаметангиев образовавшаяся зигота сразу же развивается в удлиненную многоспоровую сумку (рис. 239). Аскоспоры освобождаются из сумки пассивно. Они окружены слизистой оберткой, и при ее набухании сумка растягивается и разрывается на вершине. Аскоспоры выходят из сумки и собираются на ее вершине в шарик, склеенный слизью. У другого вида этого рода — *D. aggregatus*, обитающего в личиночных ходах некоторых жуков-короедов, мицелий состоит из одноядерных клеток, и гаметангии также одноядерны.

Половое размножение *Dipodascus* при большом внешнем сходстве с наблюдаемым у зигомицетов существенно отлича-

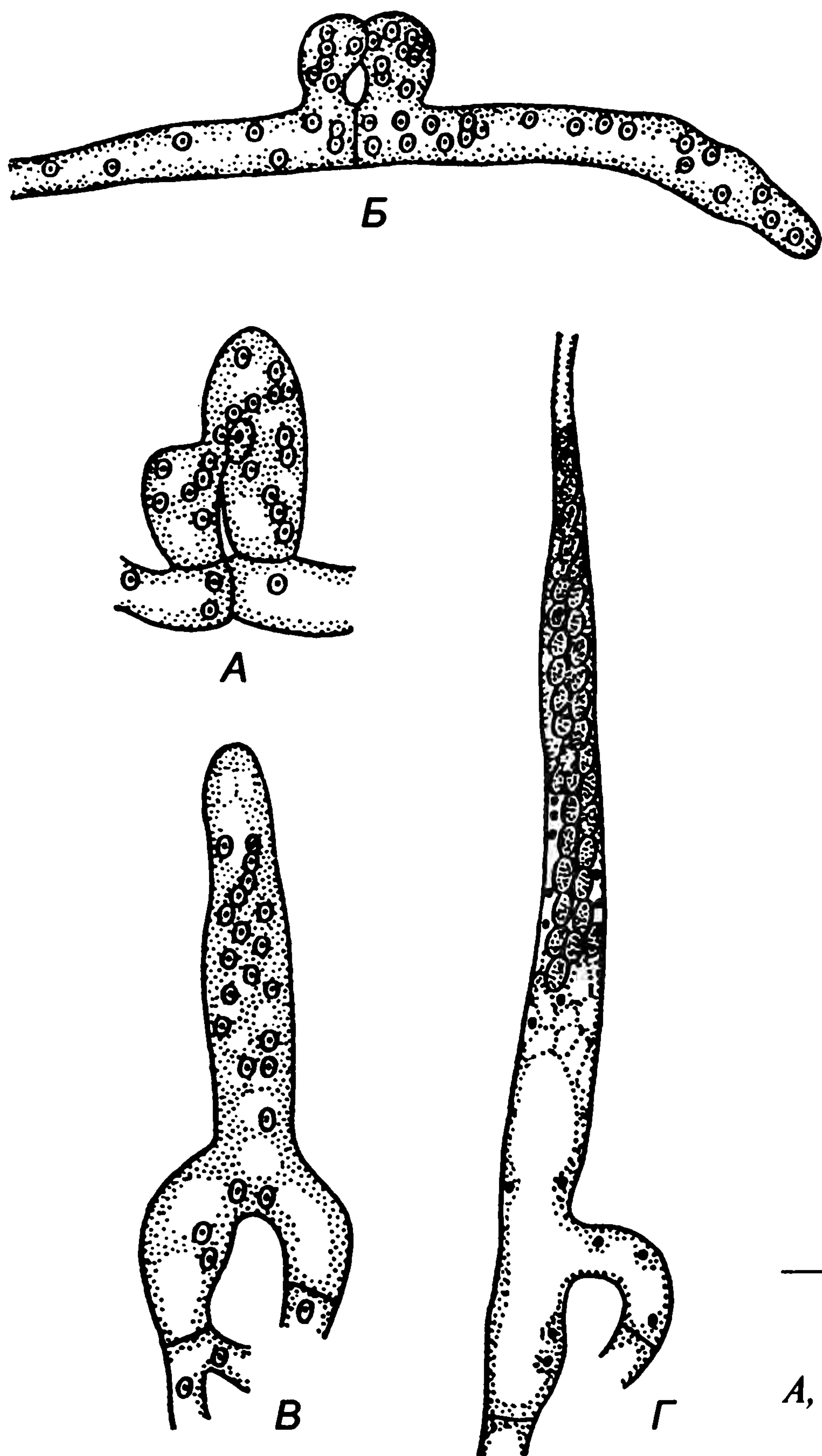



**Рис. 239.** *Dipodascus albidus.*

*А, Б* — половой процесс; *В* — молодая сумка с гаплоидными ядрами; *Г* — зрелая сумка с аскоспорами

ется тем, что зигота у представителей этого рода не переходит в состояние покоя и непосредственно развивается в сумку, а аскоспоры образуются по способу свободного образования клеток, типичному для аскомицетов.

Наиболее распространенная и практически важная группа сахаромицетов — сумчатые дрожжи (семейство сахаромицетовые — Saccharomycetaceae). Типичного мицелия у них нет, таллом представлен одиночными клетками, размножающимися почкованием (рис. 240, *А*). Если такие клетки не расходятся, формируется псевдомицелий (рис. 240, *В*). Половой процесс — копуляция двух вегетативных клеток (рис. 240, *Г*). Аскоспоры образуются в сумках, представляющих собой одиночные клетки (рис. 240, *Б*).

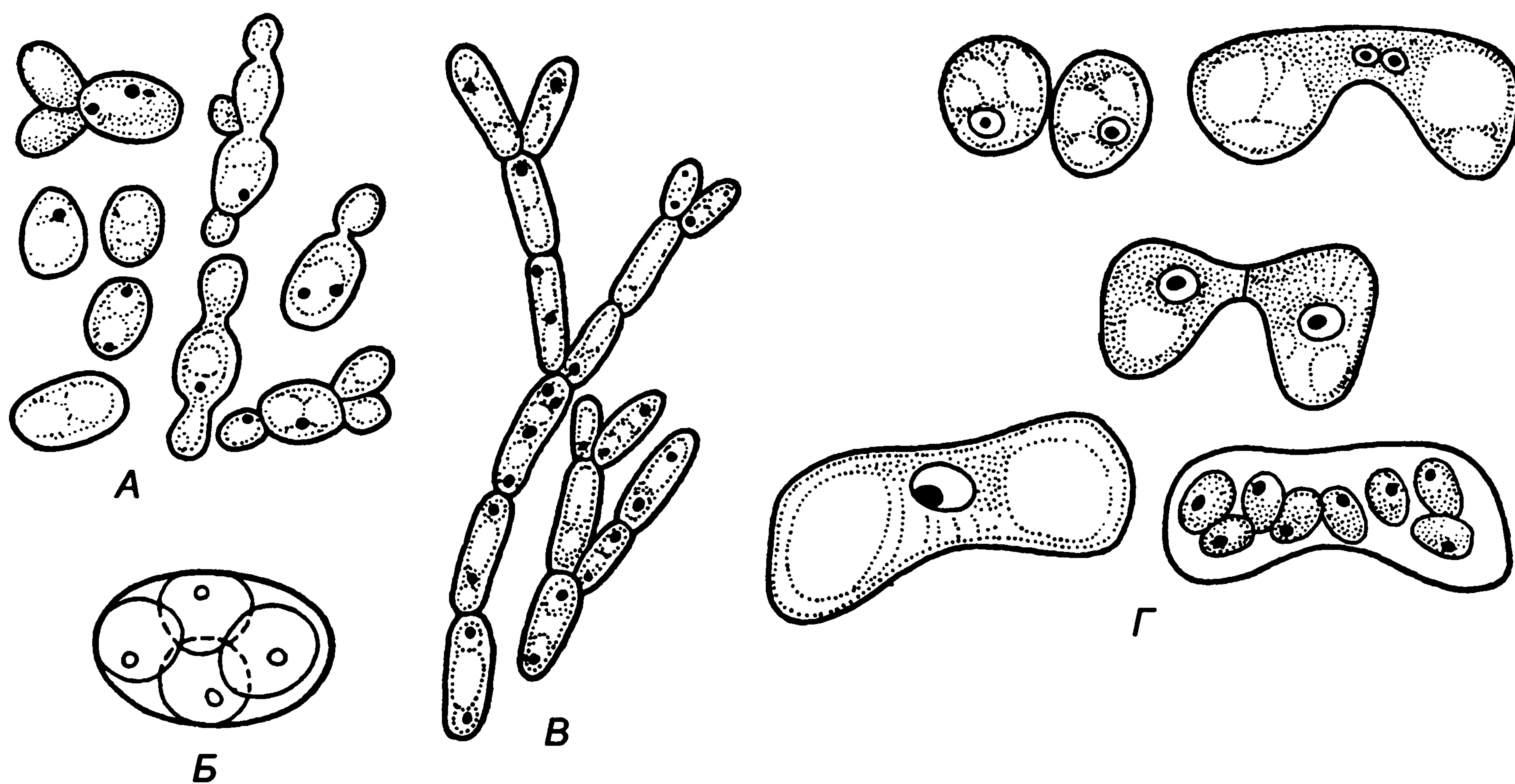



**Рис. 240.** Дрожжи.

*А* — почкующиеся клетки; *Б* — сумка *Saccharomyces cerevisiae*; *В* — псевдомицелий; *Г* — половой процесс у *Schizosaccharomyces octosporus*

Название «***дрожжи***» используется для группы грибов, которые на протяжении всего цикла развития или большей его части существуют в виде одиночных клеток, почкующихся или делящихся. Дрожжи не представляют филогенетически единой группы. Кроме грибов, образующих сумчатую телеоморфу (класс сахаромицеты, объединяющий более половины известных родов дрожжей, класс схизосахаромицеты — Schizosaccharomycetes, или делящиеся дрожжи), к ней относятся также и базидиомицеты: порядки споридиевые (Sporidiales) и филобазидиевые (Filobasidiales) (см. с. 418, 434). Наконец, известны дрожжи, у которых телеоморфа в цикле развития отсутствует (так называемые «аспорогенные дрожжи»). В цикле развития некоторых мицелиальных грибов при определенных условиях среды также может наблюдаться дрожжеподобная стадия — такие грибы называют диморфными.

В отличие от семейств диподасковые и сахаромикопсидовые, все представители которых гаплобионты, сахаромицетовые объединяют грибы с разной продолжительностью гаплоидной и диплоидной фаз в цикле развития. У одних,

например у видов из родов *Debaryomyces* и *Nadsonia*, наблюдается длительная гаплоидная фаза, а диплоидизация происходит непосредственно перед образованием сумки. Пекарские дрожжи (*Saccharomyces certvisiae*) после образования аскоспор в течение некоторого времени почкуются в гаплоидной фазе, после чего следует половой процесс — копуляция соматических клеток, и почкование продолжается уже в диплоидной фазе. В условиях голодания и хорошей аэрации среды такие диплоидные клетки превращаются в сумки. Наконец, среди сахаромицетовых есть представители, у которых гаплоидная фаза сокращена до аскоспоры, а иногда наблюдается копуляция аскоспор уже в сумке. Примером таких диплобионтов может служить *Saccharomycodes ludwigii.*

Дрожжи широко распространены на разнообразных субстратах, богатых сахарами: на поверхности плодов, в нектаре цветков, в сахаристых истечениях деревьев и др. Известны виды, которые хорошо растут на средах с высокой концентрацией сахара (осмофильные дрожжи); они часто встречаются в меде, вареньях и других подобных средах, вызывая их порчу. Дрожжи из рода *Debaryomyces* устойчивы к повышенной концентрации солей и часто выделяются из морской воды, рассолов, обитают на солонине, на поверхности копченых колбас, сыров и на других белковых субстратах, необычных для дрожжей. Представители некоторых родов, например *Lipomyces*, обитают в почвах.

Развиваясь на средах, содержащих сахара, многие дрожжи вызывают спиртовое брожение — превращение сахара в этиловый спирт и углекислый газ с выделением энергии в отсутствие кислорода. Хотя этот процесс уже в древности (Египет и Двуречье) использовался для приготовления алкогольных напитков и в хлебопечении, его связь с развитием дрожжей была обнаружена лишь в 1876 г. Л. Пастером. Спиртовое брожение лежит в основе целого ряда пищевых производств — хлебопечения, виноделия, пивоварения, а также производства технического спирта из отходов целлюлозно-бумажной промышленности или мелассы.

Известны многие виды дрожжей, например из рода *Lipomyces*, неспособные сбраживать сахара, но окисляющие их. Представители этого рода обитают только в почвах. Их клетки имеют крупные размеры, содержат много жира и окружены слизистой полисахаридной капсулой. Сумки образуются после копуляции клеток-почек, часто на одной материнской клетке.

Среди дрожжей, вызывающих спиртовое брожение, наибольшее значение имеют представители рода *Saccharomyces*. Этот род объединяет как виды, встречающиеся в природе, так и «культурные» виды, представленные многочисленными производственными расами. Сахаромицеты способны к активному сбраживанию сахаров и накоплению большого количества спирта (10—19% по объему).

Пекарские дрожжи (*S. cerevisiae*) не выделяются из природных субстратов и существуют только в культуре. Их слегка овальные клетки размножаются почкованием. На поверхности клетки образуется сферический вырост, увеличивающийся в размерах и отделяющийся перетяжкой от материнской клетки. После отделения клетки на ней и на материнской клетке остаются рубцы. По их числу можно определить относительный возраст почкующейся клетки (иногда число их доходит до 30—40). Сумки обычно содержат четыре аскоспоры (рис. 240, *Б*). Вид гетероталличен.

Пекарские дрожжи представлены несколькими сотнями рас — винными, хлебопекарными, пивными и спиртовыми. Для получения спирта путем брожения используют картофель, зерно, патоку, а также сульфитный щелок — отходы деревообрабатывающей и целлюлозной промышленности. Это сырье предварительно осахаривают путем обработки солодом или кислотами, так как дрожжи не способны использовать полисахариды.

Вина получают из виноградных и плодово-ягодных соков. В зависимости от степени использования сахара при брожении различают сухие и сладкие вина. В крепленые вина после брожения добавляют спирт. При производстве игристых вин брожение завершают в герметически закрытых бутылках, где накапливается углекислый газ. В процессе брожения кроме основных продуктов (этилового спирта и углекислого газа) в небольших количествах образуются и другие вещества, от которых зависят специфический аромат и вкус вина. Разные вина получают из определенных сортов винограда и рас дрожжей, применяя соответствующую технологию производства.

В пивоварении охмеленное сусло из зерна ячменя сбраживают дрожжами. Пиво содержит до 6% спирта.

Хлебопекарные дрожжи употребляют в хлебопечении и кондитерской промышленности. В тесте под действием дрожжей происходит спиртовое брожение, и образующийся углекислый газ вызывает его подъем. В закваске ржаного теста кроме дрожжей содержатся молочнокислые бактерии. В нем идет смешанное брожение — молочнокислое, вызываемое бактериями, и спиртовое, вызываемое дрожжами. Поэтому в ржаном хлебе содержится молочная кислота, придающая ему характерный кисловатый вкус.

Биомасса дрожжей, накапливающаяся в бродильных производствах в качестве отходов, содержит большое количество белков, углеводов и жиров и представляет ценный кормовой продукт. Некоторые виды дрожжей используют для производства кормовых белков. Кормовые дрожжи хорошо растут на разнообразных средах, содержащих как гексозы, так и пентозы. Для их промышленного получения применяют отходы различных производств — гидролизаты древесины, мелассу, сульфитные щелоки и др. Биомасса кормовых дрожжей богата белками, содержащими все необходимые для животных аминокислоты.

Дрожжи легко культивируются и быстро растут, поэтому они нашли широкое применение для изучения разнообразных процессов в биохимии, генетике и других областях биологии. На этих объектах проведены многочисленные исследования по локализации в клетке и регуляции активности ферментов, механизмам действия антибиотиков на грибную клетку и многим другим вопросам.

*Eremothecium ashbyi* и *E. gossypii* — представители небольшого семейства эремотециевые (Eremotheciaceae), сверхсинтетики рибофлавина, в природе встречаются как паразиты на коробочках хлопчатника. Их ярко-желтый ветвящийся мицелий состоит из многоядерных клеток. Окраска мицелия обусловлена присутствием рибофлавина, который накапливается в нем в таком количестве, что выпадает в виде кристаллов в вакуолях. На мицелии образуются сумки, содержащие от 4 до 32 веретеновидных или игловидных двухклеточных аскоспор. Эти виды используются в микробиологической промышленности для производства рибофлавина.

## *ПОДОТДЕЛ ЭУАСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ ПЕЗИЗОМИЦЕТЫ (EUASCOMYCOTINA, PEZIZOMYCOTINA)*

У эуаскомицетов сумки образуются в плодовых телах разного происхождения. Лишь у немногих представителей этого подотдела сумки формируются группами или одиночно на мицелии и не окружены перидием. По типу развития плодовые тела этой группы разделяются на настоящие плодовые тела, или аскомы, образующиеся по аскогимениальному типу, и аскостромы — по асколокулярному типу (см. с. 342).

Различают три типа настоящих плодовых тел (аском): клейстотеций, перитеций и апотеций.

***Клейстотеций*** — обычно округлое, полностью замкнутое плодовое тело, содержащее только сумки. Стерильные элементы парафизы в них всегда отсутствуют. Сумки в клейстотециях располагаются неупорядоченно во внутренней плектенхтиме (например, у представителей порядка эвроциевые — *Eurotiales*, рис. 241, *А*). Сумки прототуникатные, их стенка быстро лизируется, и созревшие аскоспоры пассивно освобождаются из клейстотеция после разрушения перидия.

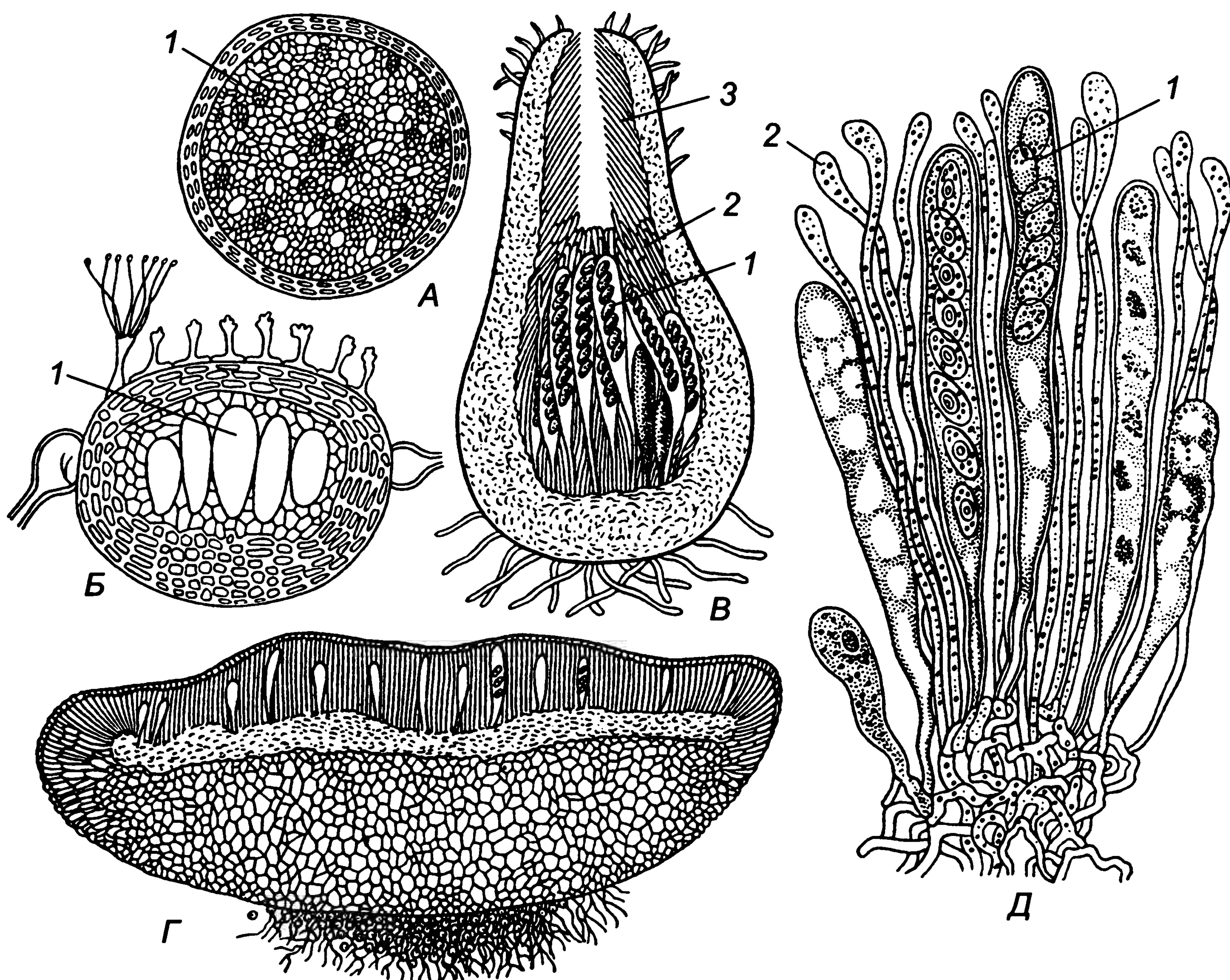



**Рис. 241.** Типы плодовых тел аскомицетов:

*А, Б* — клейстотеции; *В* — перитеций; *Г, Д* — апотеции: *1* — сумки, *2* — парафизы, *3* — перифизы

Плодовые тела порядка мучнисторосяные — *Erysiphales* (рис. 241, *Б*) формально относятся к клейстотециям, так как не имеют отверстия — остиолы, однако сумки в них расположены упорядоченно, образуя пучок или слой, и освобождение аскоспор из унитуникатных сумок происходит активно после разрыва перидия под давлением набухающих сумок. В микологической литературе плодовые тела этой группы поэтому часто называют перитециями.

***Перитеции*** — полузамкнутые плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные, с узким отверстием — ***остиолой*** — на вершине (рис. 241, *В*). Со дна перитеция, а иногда и от его боковых стенок пучком или слоем отходят сумки обычно цилиндрической или булавовидной формы. Между сумками развиваются ***парафизы***. Часто парафизы недолговечны и к моменту созревания сумок разрушаются. Кроме парафиз в перитеции имеются обычно ***перифизы*** — нитевидные короткие гифы, расположенные в носике перитеция и направленные к выходу из него.

Аскоспоры из перитециев обычно выбрасываются активно. Упорядоченное расположение сумок в перитеции позволяет им поочередно, удлиняясь за счет роста или растяжения стенки, достигать остиолы и выбрасывать аскоспоры. Аскоспоры выбрасываются из сумки или одновременно, или поочередно, как это наблюдается, например, у видов рода *Cordyceps* из порядка гипокрейные. У диапортовых (Diaporthales), перитеции которых часто имеют очень длинные носики, сумки образуются на короткой, быстро лизирующейся ножке и в зрелости свободно лежат в полости перитеция. При набухании сумок в перитеции создается давление, в результате которого они поочередно выталкиваются к остиоле и активно выбрасывают аскоспоры. У большинства аскомицетов, образующих перитеции, сумки унитуникатные и имеют специальный ***апикальный аппарат*** (пору, кольцо и др.), служащий для вскрывания сумки. Лишь у немногих грибов в перитециях развиваются псевдопрототуникатные сумки с быстро лизирующимися стенками, напоминающие сумки клейстотециальных аскомицетов. У таких грибов зрелый перитеций содержит массу аскоспор, погруженных в слизь. При ее набухании споровая масса выдавливается через остиолу перитеция и образует на его вершине слизистую каплю или нить.

***Апотеции*** — широко открытые при созревании плодовые тела, обычно блюдцевидные или чашевидные. На их верхней стороне располагается слой сумок и парафиз — гимений. Под гимением находится тонкий слой переплетающихся гиф — гипотеций, или субгимений. Мясистая стерильная часть апотеция — ***эксципул*** — обычно состоит из двух частей: оболочки апотеция, или ***внешнего эксципула***, и его мякоти — внутреннего, или ***медуллярного***, ***эксципула*** (рис. 241, *Г*, *Д*). Иногда мякоть в апотеции может отсутствовать. У некоторых групп аскомицетов строение апотециев отличается от типичного. Они могут иметь булавовидную или шпателевидную форму или расчленяться на шляпку и ножку, как, например, у сморчков и строчков. У представителей семейства трюфелевые (Tuberaceae) апотеции вторично-замкнутые в связи с обитанием под землей.

Аскоспоры из апотеция выбрасываются активно. Расположение сумок в виде широко открытого гимения дает возможность одновременного освобождения аскоспор из многих сумок в виде «взрыва» или «залпа». Прикосновение к крупным апотециям некоторых пезизовых (Pezizales) вызывает появление над ними

легкого облачка выброшенных аскоспор и даже характерный звук щелчка. Лишь у немногих аскомицетов, образующих апотеции, аскоспоры освобождаются из сумок последовательно (например, у видов из рода *Geoglossum*). Аскоспоры выбрасываются из апотециев на расстояние 0,5—20 см, а у некоторых видов — до 60 см.

В прежних системах аскомицетов для удобства эуаскомицеты, образующие настоящие плодовые тела, часто подразделяли по их типам на группы: плектомицеты (клейстотеции), пиреномицеты (перитеции) и дискомицеты (апотеции). В некоторых системах эти группы выделяли в таксоны разного ранга (классы или подклассы) (см. табл. 7).

У многих эуаскомицетов плодовые тела, прежде всего перитеции, образуются не на мицелии, а в стромах, различных по форме, размерам, окраске и консистенции, состоящих из сплетения гиф. Однако и в этом случае каждое плодовое тело имеет собственный перидий, хорошо различимый хотя бы на ранних стадиях развития.

У большой группы аскомицетов — локулоаскомицетов (класс локулоаскомицеты — Loculoascomycetes) сумки образуются не в настоящих плодовых телах, а в аскостромах, развивающихся по асколокулярному типу (см. с. 342). Сумки формируются в ткани стромы, в полостях (***локулах***), появляющихся в результате вытеснения ткани разрастающимися сумками и ее частичного разрушения. В простейшем случае каждая сумка располагается в самостоятельной локуле и отделена от других сумок участком ***интераскальной***, или межсумочной, ткани. Однако чаще каждая локула содержит много сумок, а интераскальная ткань обычно полностью разрушается. У некоторых локулоаскомицетов наблюдается образование ***псевдопарафиз***. Локулы не имеют собственного перидия — их оболочкой служит ткань стромы. В аскостромах образуются обычно битуникатные сумки, т.е. имеющие двухслойную стенку с функционально различными слоями (см. рис. 235, *Б*).

Для стерильных элементов, присутствующих в плодовых телах (аскомах и аскостромах), было предложено общее название ***хаматеций***. Он включает такие структуры, как интераскальная псевдопаренхима, парафизы, перифизы, апикальные парафизы и псевдопарафизы. Хаматеций может отсутствовать, тогда в плодовом теле развиваются только сумки.

В цикле развития эуаскомицетов всегда присутствует дикариотическая фаза, представленная аскогенными гифами. Таким образом, в нем наблюдается продолжительная гаплоидная фаза: аскоспоры и развивающийся из них гаплоидный мицелий, на котором образуются анаморфы, а затем — аскогоны и антеридии (или заменяющие их структуры). После дикариотизации формируются аскогенные гифы, относящиеся к дикариотической фазе, которая продолжается до слияния ядер дикариона в молодой сумке. Диплоидная фаза очень короткая и ограничена диплоидным ядром развивающейся сумки. В результате его мейотического деления и последующего митоза появляются гаплоидные ядра, вокруг которых формируются аскоспоры.

В отличие от базидиомицетов дикариотическая фаза аскомицетов не представлена самостоятельным мицелием, а развивается на гаплоидном вегетативном мицелии. Все структуры аском и аскостром, за исключением аскогенных гиф, также формируются гаплоидным мицелием. Этим они отличаются от плодовых тел базидиомицетов, образующихся из гиф дикариотического мицелия.

Анаморфы играют важную роль в цикле развития многих эуаскомицетов, однако в некоторых группах (например, порядок пезизовые — Pezizales) они редки или отсутствуют. Во многих группах этого подотдела, например в порядках эвроциевые (Eurotiales), гипокрейные (Hypocreales) и др., прослеживается тенденция к увеличению морфологического разнообразия анаморф, их продуктивности и связанной с этим утрате ведущей роли телеоморф в цикле развития, к снижению роли рекомбинации и в конечном результате к полной потере телеоморф и переходу к анаморфным видам, развивающимся клонально (например, анаморфные виды из родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium* и многих других, произошедшие от различных групп холоморфных аскомицетов в результате утраты ими телеоморф). Такие анаморфные виды относят к формальному отделу дейтеромицеты (Deuteromycota).

**Система эуаскомицетов** основана на строении плодовых тел, типе их развития, строении сумок, наличии и характере стромы и других признаках. С 90-х годов XX в. в построении современной системы группы используют данные молекулярной филогенетики — анализ нуклеотидных последовательностей некоторых генов, чаще всего гена 18S рРНК, позволяющий определить монофилетичность или полифилетичность того или иного таксона.

На основании перечисленных критериев к подотделу эуаскомицеты (Euascomycetes) относят десять классов, два из которых (Arthoniomycetes и Lecanoromycetes) включают исключительно лихенизированные грибы и соответственно рассмотрены в разделе «Лишайники». Остальные восемь классов объединяют около 20 порядков. Ниже приводятся наиболее важные из них.

**Класс эвроциомицеты (Eurotiomycetes).**

К этому классу относят аскомицеты с клейстотециями, в которых беспорядочно располагаются прототуникатные или псевдопрототуникатные сумки. Аскоспоры у этой группы всегда освобождаются пассивно. Основные порядки класса:

- ***порядок онигеновые*** (***Onygenales***) — клейстотеции с перидием, выраженным в разной степени, часто рыхлым, сетчатым, или с разнообразными придатками; анаморфы всегда таллического типа — ***артроконидии*** или ***алевриоконидии***;
- ***порядок эвроциевые*** (***Eurotiales***) — клейстотеции чаще с хорошо развитым перидием; анаморфы — всегда ***фиалоконидии***.

**Класс сордариомицеты (Sordariomycetes).**

Этот класс объединяет аскомицеты с перитециями, изредка без остиолы, в которых пучком или гимением располагаются унитуникатные, у некоторых групп — псевдопрототуникатные сумки. Аскоспоры обычно освобождаются активно. Класс включает несколько порядков, основные из них следующие:

- ***порядок сордариевые*** (***Sordariales***) — перитеции темноокрашенные или черные, обычно с кожистым или твердым перидием, образуются на мицелии;
- ***порядок диапортовые*** (***Diaporthales***) — перитеции темноокрашенные или черные, с кожистым или твердым перидием, часто образуются в стромах; сумки с быстро лизирующейся ножкой, в зрелости свободно расположены в слизи в полости перитеция;
- ***порядок офиостомовые*** (***Ophiostomatales***) — перитеции темноокрашенные, обычно с длинным носиком, образуются на мицелии; сумки рано разрушаются, и погруженные в слизь аскоспоры пассивно освобождаются из перитециев;
- ***порядок ксиляриевые*** (***Xylariales***) — преимущественно строматические грибы; перитеции погружены в стромы. Перитеции и стромы темноокрашенные, жесткие, деревянистые до углистых; сумки образуют широкий гимений, парафизы отходят от боковых стенок и дна перитеция;
- ***порядок гипокрейные*** (***Hypocreales***) — перитеции ярко- или светлоокрашенные, мясистой консистенции, образующиеся на мицелии или стромах такого же характера, как и перитеции; у трех семейств порядка присутствуют апикальные парафизы.

**Класс леоциомицеты (Leotiomycetes).**

Плодовые тела — апотеции. Аскоспоры освобождаются активно. Сумки иноперкулятные — открывающиеся на вершине трещиной или разрывом (см. рис. 254, *А*). В классе три порядка:

- ***порядок леоциевые*** (***Leotiales***) — апотеции обычно типичного строения, образуются на мицелии либо из склероциев или стром;
- ***порядок ритисмовые*** (***Rhytismatales***) — апотеции образуются в стромах. Как стромы, так и апотеции темноокрашенные;
- ***порядок циттариевые*** (***Cyttariales***) — апотеции образуются в мясистых стромах, обычно светлоокрашенных; диск апотеция оранжевый.

**Класс пезизомицеты (Pezizomycetes).**

Апотеции типичного строения, реже расчлененные на ножку и шляпку, или вторично-замкнутые, образуются на мицелии или, редко, из склероциев. Сумки оперкулятные, вскрываются на вершине крышечкой (см. рис. 254, *Б*). Класс включает один порядок — ***пезизовые*** (***Pezizales***) с шестнадцатью семействами.

**Класс эризифомицеты (Erysiphomycetes).**

Класс включает настоящие мучнисторосяные грибы, образующие клейстотеции с одной или несколькими упорядоченно расположенными сумками. Освобождение аскоспор происходит активно. Один ***порядок*** — ***мучнисторосяные***, или ***эризифовые*** (***Erysiphales***). Ранее его относили по типу плодового тела к клейстотециальным аскомицетам (плектомицетам) или, на основании расположения унитуникатных сумок пучком или гимением и активного освобождения аскоспор, к перитециальным аскомицетам (пиреномицетам). Многочисленные исследования нуклеотидных последовательностей нескольких генов не подтвердили близости мучнисторосяных к эвроциомицетам или сордариомицетам, поэтому в современной системе этот порядок выделяется как самостоятельный класс.

**Класс локулоаскомицеты (Loculoascomycetes).**

Этот класс объединяет аскомицеты, образующие сумки в аскостромах; сумки битуникатные. Класс включает пять порядков, выделяемых на основе строения аскостром и типов их развития. Основные из них следующие:

- ***порядок мириангиевые*** (***Myriangiales***) — аскостромы подушковидные, локулы расположены в них беспорядочно или в один ряд; каждая локула содержит только одну сумку;
- ***порядок дотидейные*** (***Dothideales***) — аскостромы содержат одну или несколько локул; псевдопарафизы обычно отсутствуют;
- ***порядок плеоспоровые*** (***Pleosporales***) — аскостромы содержат одну или несколько локул; псевдопарафизы обычно имеются.

**Класс лябульбениомицеты (Laboulbeniomycetes).**

Лябульбениомицеты — группа высокоспециализированных облигатных паразитов членистоногих, преимущественно насекомых (порядок лябульбениевые — Laboulbeniales), отличающихся по морфологии от остальных аскомицетов. Лябульбениомицеты не образуют мицелия, их вегетативное тело имеет тканевое строение. На нем развиваются аскогоны с трихогинами и антеридии, в которых формируются спермации. После оплодотворения путем сперматизации образуются микроскопические перитеции с прототуникатными (или псевдопрототуникатными) сумками, расположенными пучком. Аскоспоры освобождаются пассивно.

Грибы из подотдела эуаскомицеты были объектами многочисленных исследований по молекулярной филогении, позволивших оценить его систему с позиций кладистики. В результате анализа нуклеотидных последовательностей генов 18S и реже 28S рРНК в пределах этой группы была установлена монофилия эуроциомицетов и сордариомицетов, четко разделены монофилетичные группы оперкулятных (класс пезизомицеты) и иноперкулятных (класс леоциомицеты) дискомицетов. Относимый некоторыми микологами к лябульбениомицетам порядок спатулоспоровые (Spathulisporales), представители которого паразитируют на красных водорослях и также образуют тканевые талломы, сейчас на основании молекулярных данных сближают с сордариомицетами. Представители *Ophiostomatales*, ранее относившиеся многими микологами к клейстотециальным аскомицетам (плектомицетам) на основании псевдопрототуникатных сумок и их неупорядоченного расположения в перитеции, близки к другим перитециальным аскомицетам из класса сордариомицеты, куда они и включены в современной системе группы.

При анализе генов 18S и 28S рРНК у представителей двух порядков пиреномицетов (Hypocreales и Clavicipitales), имеющих ярко- или светлоокрашенные перитеции и стромы, но разделяемых ранее по типу развития перитециев и морфологии аскоспор, показано, что они образуют монофилетичную группу и должны быть объединены в один порядок Hypocreales.

По данным молекулярной филогенетики, полученным при анализе нескольких генов (18S рРНК, 28S рРНК, РНК полимеразы II), локулоаскомицеты представляют полифилетичную группу, включающую монофилетичную кладу

(ветвь) Pleosporales и полифилетичную группу Dothideales. Однако недавно было показано, что среди Dothideomycetes можно выделить монофилетичные клады *Dothideales s. str.* и *Myriangiales.* Таким образом, хотя выделяемый класс и является полифилетичным, входящие в него основные порядки монофилетичны и отвечают требованиям к таксонам филогенетической системы.

## Класс эвроциомицеты, или плектомицеты (Eurotiomycetes, Plectomycetes)

Плодовые тела у входящих в этот класс грибов — клейстотеции с беспорядочно расположенными в них прототуникатными или псевдопрототуникатными сумками. Освобождение аскоспор всегда пассивное.

### ПОРЯДОК ОНИГЕНОВЫЕ (ONYGENALES)

Клейстотеции у большинства онигеновых микроскопические (от 100 мкм до 1—2 мм в диаметре), лишь у немногих их размеры более крупные. Перидий клейстотециев выражен в разной степени, иногда рыхлый, сетчатый, часто с придатками разнообразной формы. Анаморфы известны не у всех представителей порядка, хотя у многих занимают важное место в цикле развития. Конидии всегда таллического типа — артроконидии или алевриоконидии.

Большинство онигеновых — сапротрофы на различных субстратах растительного и животного происхождения. Среди них большое число кератинофилов, образующих кератинолитические ферменты и способных поэтому развиваться на субстратах, содержащих нерастворимый фибриллярный белок кератин (на перьях, волосах, рогах, копытах), принимая участие в их разложении. Среди онигеновых есть грибы, вызывающие заболевания человека и животных — дерматомикозы и так называемые глубокие микозы — эндемические респираторные микозы (бластомикоз, гистоплазмоз и др.), вызываемые диморфными грибами из рода *Ajellomyces* и близкими к ним анаморфными видами.

***Дерматофиты*** — одни из первых обнаруженных патогенных грибов, однако заболевания, вызываемые ими, были известны задолго до открытия их возбудителей, в течение нескольких столетий. Грибы из этой группы обитают на волосах, ногтях, коже, иногда в тканях и вызывают дерматомикозы — заболевания человека и многих животных (трихофитию, микроспорию, фавус и др.). Они обладают кератинолитической активностью, играющей важную роль в патогенезе. В зависимости от обычной среды обитания дерматофиты могут быть геофильными (обычно обитают в почве), зоофильными (заражают животных и способны от них передаваться человеку) и антропофильными (заражают только человека). Представители всех трех групп могут вызывать дерматомикозы у человека, но различаются природными резервуарами инфекции и эпидемиологическими особенностями. По данным Ю.В. Сергеева и А.Ю. Сергеева (2003), наиболее распространенными микозами человека являются дерматомикозы, вызываемые антропофильными дерматофитами.

Возбудители глубоких микозов — бластомикоза и гистоплазмоза — являются диморфными грибами, существующими в природе (в почве, в экскрементах летучих мышей и птиц и т.п.) в мицелиальной фазе, а в тканях макроорганизма — в дрожжевой. В лабораторных условиях дрожжевая фаза развивается при температуре 37°С. Оба заболевания представляют эндемические респираторные микозы, относимые к особо опасным инфекциям. Заражение людей происходит при вдыхании конидий мицелиальной фазы. Эндемичные очаги заболеваний известны в Северной Америке и Африке, а гистоплазмоза — также в Центральной и Южной Америке и в Юго-Восточной Азии, однако возможны случаи их завоза в другие регионы.

## ПОРЯДОК ЭВРОЦИЕВЫЕ (EUROTIALES)

К этому порядку относятся аскомицеты с хорошо развитыми клейстотециями, образующимися на мицелии. Лишь у немногих его представителей клейстотеции развиваются в стромах, напоминающих склероции. У большинства эвроциевых клейстотеции мелкие, не превышающие 1—2 мм в диаметре. Исключение составляют только оленьи трюфели (род *Elaphomyces*), клубневидные подземные клейстотеции которых достигают нескольких сантиметров в диаметре. У отдельных видов порядка перидий клейстотециев отсутствует, и сумки образуются группами на мицелии.

Перидий клейстотециев имеет разнообразное строение: от рыхлого паутинистого сплетения гиф, мало отличающихся от вегетативных, до плотного псевдопаренхиматического. Сумки у эвроциевых имеют быстро разрушающиеся стенки, шаровидные или эллипсоидные, с двумя—восемью аскоспорами. Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или окрашенные, часто орнаментированные. Они освобождаются пассивно, после разрушения стенки сумки и перидия клейстотеция.

В распространении эвроциевых существенную роль играет бесполое размножение конидиями, которые у представителей этого порядка всегда являются фиалоконидиями. Лишь немногие виды, например семейство элафомицетовые (Elaphomycetaceae), имеют в цикле развития только телеоморфу.

Большинство эвроциевых — сапротрофы. Они обитают в почвах различных климатических областей, а также на разнообразных субстратах растительного, реже животного происхождения, на которых они образуют плесени. Некоторые эвроциевые — термофилы, развивающиеся в саморазогревающихся субстратах (например, в компосте, влажном сене и др.) при температуре 30—60°С. Отдельные виды вызывают заболевания животных (например, аспергиллезы) и растений (например, *Penicillium italicum* и *P. digitatum* на плодах цитрусовых). Некоторые представители этой группы, поселяясь на пищевых продуктах, зерне, промышленных материалах и изделиях, вызывают их плесневение и порчу. В благоприятных для их развития условиях, особенно в тропиках, они за короткий срок могут разрушать различные материалы, в том числе синтетические (например, электроизоляцию), ускорять процессы коррозии металлов, повреждать приборы, оптику и многие другие изделия. При развитии на зерне и пищевых продуктах

эвроциевые образуют многочисленные микотоксины (афлатоксины, рубратоксины, патулин и др.), вызывающие токсикозы у человека и животных.

Многие эвроциевые и родственные им анаморфные грибы синтезируют антибиотики, ферменты, органические кислоты и используются для их промышленного получения.

Одну из наиболее важных групп эвроциевых составляют грибы, анаморфы которых относятся к формальным родам дейтеромицетов *Aspergillus* и *Penicillium*. Она объединяет многочисленные виды, повсеместно распространенные в почвах от Арктики до тропиков, а также на разнообразных субстратах растительного происхождения. У многих из них известны только анаморфы. Такие виды обычно относят к отделу дейтеромицеты Deuteromycota (см. с. 482). Однако многие микологи относят такие анаморфные виды к родственным им телеоморфным таксонам. Это грибы, обычно обитающие в почвах, где они активно разрушают органические остатки. Многие из них вызывают плесневение пищевых продуктов (черная и зеленая плесени), повреждение изделий из пластмасс, металлов и других материалов. Некоторые аспергиллы, например *A. fumigatus*, являются причиной заболеваний человека и животных — так называемых аспергиллезов. Другой вид этого рода — *A. flavus*, часто развивающийся на арахисе, зерне и различных кормах, образует афлатоксин — микотоксин, вызывающий тяжелые поражения печени и других органов. Афлатоксин подавляет синтез ДНК и митоз, стимулирует развитие гигантских клеток и обладает канцерогенным действием. Некоторые виды пенициллов поражают плоды (яблоки, цитрусовые) в период хранения. Пенициллы и аспергиллы широко используются в биотехнологии — в производстве органических кислот (лимонной, фумаровой, глюконовой и др.), ферментов (амилаз, протеиназ и др.) и антибиотиков (пенициллинов, гризеофульвина, фумагиллина). Из последних особое значение имеет пенициллин, образуемый грибом *Penicillium chrysogenum*. Это первый антибиотик грибного происхождения, широко применяемый в медицине. На основе природных пенициллинов получены полусинтетические производные, которые активны в отношении групп организмов, устойчивых к природным пенициллинам, — грамотрицательных бактерий и устойчивых к пенициллину стафилококков.

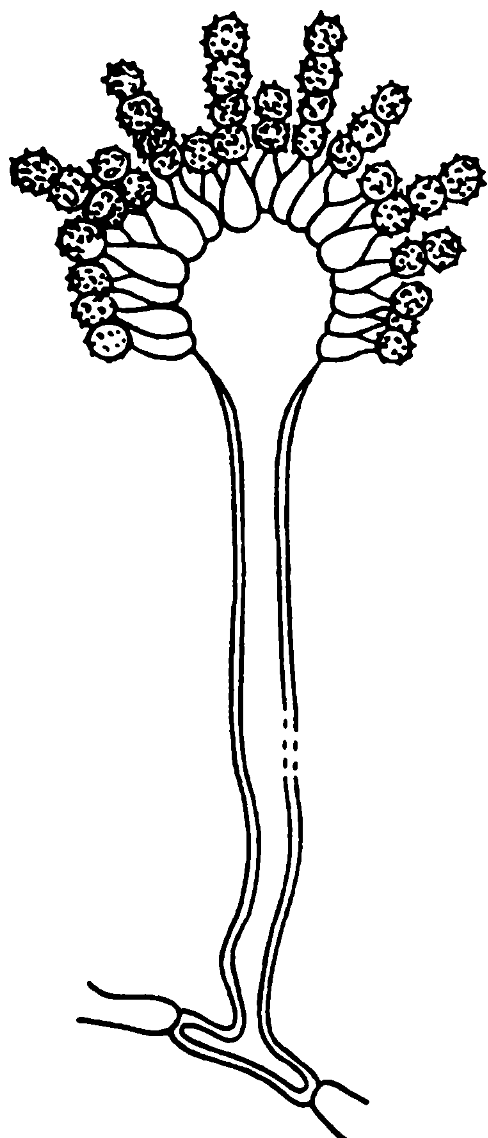


**Рис. 242.** *Aspergillus*: строение конидиеносца

Для рода *Aspergillus* характерны простые конидиеносцы, вздутые на вершине в виде пузыря (везикулы) различной формы (от шаровидной до булавовидной) и размера. За счет пузыря увеличивается поверхность, на которой развиваются конидиогенные клетки — ***фиалиды***. Они образуются синхронно на поверхности пузыря или на метулах (профиалидах) — клетках, предшествующих фиалидам. На каждой из них возникает 2—5 фиалид. Фиалоконидии образуются энтеробластически; они одноклеточные, имеют шаровидную или эллипсоидную форму, различны по окраске, размерам и орнаментации. Конидии образуют цепочки, свободные или соединенные в колонку (рис. 242).

Род *Aspergillus* является анаморфным, однако среди его представителей есть виды, имеющие в цикле развития и телеоморфную стадию, относящуюся к разным родам эвроциевых. К настоящему времени известны одиннадцать родов из этого порядка, имеющих виды *Aspergillus* как анаморфы. Важнейшие из них — *Emericella* и *Eurotium*.

Представители рода *Eurotium* часто встречаются в природе на разлагающихся растительных субстратах. В зависимости от условий среды (температуры и влажности) и соответственно преимущественного развития анаморфной или телеоморфной стадии они образуют зеленые, желтоватые или красновато-желтые плесени. Клейстотеции у видов этого рода шаровидные, очень мелкие, желтые, с однослойным перидием, покрыты рыхлой сетью гиф с желтыми или красноватыми гранулами. Сумки образуются на аскогенных гифах по способу крючка. Стенки сумок разрушаются очень рано, и зрелые клейстотеции содержат массу бесцветных или желтоватых линзовидных аскоспор с экваториальной бороздкой. Обычный субстрат для многих видов из этого рода — хранящиеся растительные продукты (зерно и др.). Многие его представители ксерофилы, развивающиеся в условиях пониженной влажности, неблагоприятных для роста других грибов. Например, *Eurotium repens* вызывает плесневение зерна и многих других продуктов при влажности 13—15%.

Большое значение имеют виды этого рода и как возбудители биоповреждений промышленных изделий и материалов. Развиваясь при низкой влажности и минимуме питания, они вызывают разложение текстиля, целлофана, резины, пластмасс, встречаются даже на стекле оптических приборов, что приводит к их порче. Они ускоряют также процессы коррозии металлов вследствие образования большого количества органических кислот.

Виды рода *Eurotium* обычно осмофильны, т.е. могут развиваться на средах с высоким осмотическим давлением, например с повышенным содержанием сахара (до 20% и более). *E. repens*, например, часто встречается на заплесневелых джемах и вареньях, где образует обильные конидии и клейстотеции.

Для второго крупного рода эвроциевых с анаморфой *Aspergillus* — *Emericella* характерны шаровидные, довольно крупные клейстотеции, обычно ярко-желтые, окруженные массой крупных толстостенных покровных клеток. Перидий клейстотециев состоит из нескольких слоев переплетающихся гиф. Аскоспоры линзовидные, с экваториальными гребнями, красные или фиолетовые. Виды этого рода встречаются повсеместно в почвах.

Один из наиболее распространенных видов этого рода — *E. nidulans* (анаморфа — *Aspergillus nidulans*) — при росте на питательных агаризованных средах образует быстрорастущие колонии, окраска которых варьирует от зеленой до ярко-желтой в зависимости от степени развития конидий и клейстотециев. Клейстотеции желтые, хорошо видны невооруженным глазом. Этот вид обычен в почвах умеренной зоны и субтропиков, на растительных субстратах, иногда развивается в дыхательных путях теплокровных животных. Он широко используется как объект в генетических исследованиях.

У видов рода *Penicillium* конидиеносцы имеют вид кисточки (рис. 243). Их строение разнообразно. Наиболее простые кисточки состоят из мутовки фиалид на вершине конидиеносца. Более сложные кисточки состоят из веточек и метул —

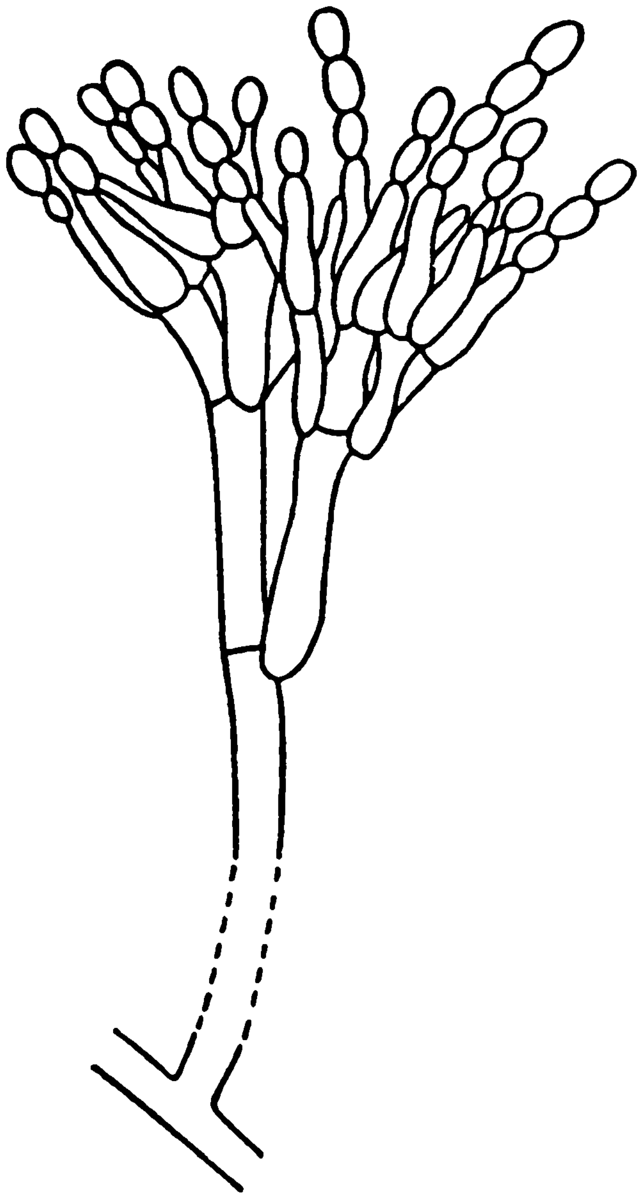


**Рис. 243.** *Penicillium*: строение конидиеносца

более или менее удлиненных клеток, на каждой из которых в свою очередь располагается мутовка фиалид. Такие кисточки бывают как симметричными, так и асимметричными. Телеоморфы известны у относительно немногих видов этого рода.

Примером эвроциевых с анаморфной стадией *Penicillium* может служить род *Talaromyces*, виды которого образуют мелкие шаровидные или неправильной формы клейстотеции. Клейстотеции имеют ярко-желтую или оранжево-желтую окраску и, появляясь в изобилии, придают характерную желтую окраску колониям грибов этого рода.

У широко распространенного в почвах *T. flavus* в культуре образуется сначала анаморфная стадия — *Penicillium vermiculatum*. Затем на гифах развиваются спирально закрученные аскогоны и антеридии. После дикариотизации вырастают аскогенные гифы, а на них цепочками по ходу гиф образуются сумки. Этот вид часто вызывает биоповреждения различного оборудования и материалов, особенно в тропиках и субтропиках. Нередко *T. flavus* паразитирует на разнообразных грибах, в том числе и фитопатогенных.

## Класс сордариомицеты (Sordariomycetes)

Плодовые тела у сордариомицетов — перитеции, иногда без остиолы, образующиеся на мицелии на субстрате или в стромах различного строения. Перидий перитециев и стромы (если они имеются) разнообразны в разных порядках по окраске (темная до черной, светлая или яркая) и консистенции (пленчатая, кожистая, жесткая деревянистая до углистой или мягкая, мясистая).

Перитеций содержит сумки и парафизы, образующие пучок или ***гимений***. Настоящие парафизы отходят от субгимениального диска, находящегося в основании перитеция, а если он отсутствует, — от внутренних слоев стенки перидия; они обычно нитевидные, многоклеточные. У многих представителей порядка гипокрейные (Hypocreales) образуются апикальные парафизы — стерильные гифы, врастающие в полость развивающегося перитеция сверху. В этом случае сумки развиваются между апикальными парафизами. Часто парафизы недолговечны и к моменту созревания сумок разрушаются, иногда парафизы в перитеции отсутствуют. Кроме парафиз в перитеции имеются обычно перифизы — нитевидные короткие гифы, расположенные в носике перитеция и направленные к выходу из него. Сумки, парафизы и внутренние слои перидия перитеция называют его центром. Развитие центра перитеция — важный признак в систематике перитециальных эуаскомицетов, часто используемый при разграничении порядков.

Аскоспоры у сордариомицетов освобождаются активно, исключение составляют немногие грибы с быстро разрушающимися стенками сумок, например офиостомовые (порядок Ophiostomatales).

В цикле развития большинства сордариомицетов образуются анаморфы разных типов. В отличие от эвроциомицетов, у которых обычно образуются одиночные конидиеносцы, редко — коремии, у некоторых сордариомицетов (например, из порядка диапортовых (Diaporthales)) наблюдается агрегация конидиеносцев — образование лож и пикнид. У многих представителей порядка сордариевые (Sordariales) анаморфы отсутствуют.

## ПОРЯДОК СОРДАРИЕВЫЕ (SORDARIALES)

Для порядка сордариевые характерны типичные кувшиновидные перитеции с хорошо развитым темноокрашенным перидием, обычно пленчатым, кожистым или твердым. Иногда остиола отсутствует. В перитециях содержатся цилиндрические, реже булавовидные сумки, и у большинства представителей порядка — парафизы. Перитеции образуются поодиночке или группами на мицелии на субстрате.

При половом процессе у сордариевых наблюдаются как типичная для аскомицетов гаметангиогамия, так и разнообразные отклонения от типа. Так, у многих видов антеридии не функционируют или вообще утрачены. В этом случае часто имеет место сперматизация (например, у видов родов *Podospora*, *Neurospora*). У большинства сордариевых аскоспоры выбрасываются из перитеция активно: сумки поочередно вытягиваются, высовываются в отверстие перитеция и выбрасывают аскоспоры. После этого стенка пустой сумки спадает, и ее место занимает следующая сумка. У семейства хетомиевые (Chaetomiaceae) активного выбрасывания аскоспор не происходит.

Сордариевые — сапротрофы, обитающие на растительных остатках, в почве, на навозе травоядных животных. Они играют определенную роль в минерализации растительного опада в подстилке, могут вызывать биоповреждения различных материалов. Копротрофные представители этого порядка развиваются в сукцессии грибов на навозе после мукоровых.

Центральный род семейства хетомиевые — Chaetomium. Виды этого рода распространены на растительных остатках и в почве, где они играют существенную роль в разложении растительного опада. Нередко они встречаются и на разнообразных целлюлозосодержащих материалах и изделиях, например на бумаге, книгах и др., которые они могут повреждать. Перитеции у представителей этого рода шаровидные или грушевидные, покрыты волосками (рис. 244), форма которых служит здесь видовым диагностическим признаком.

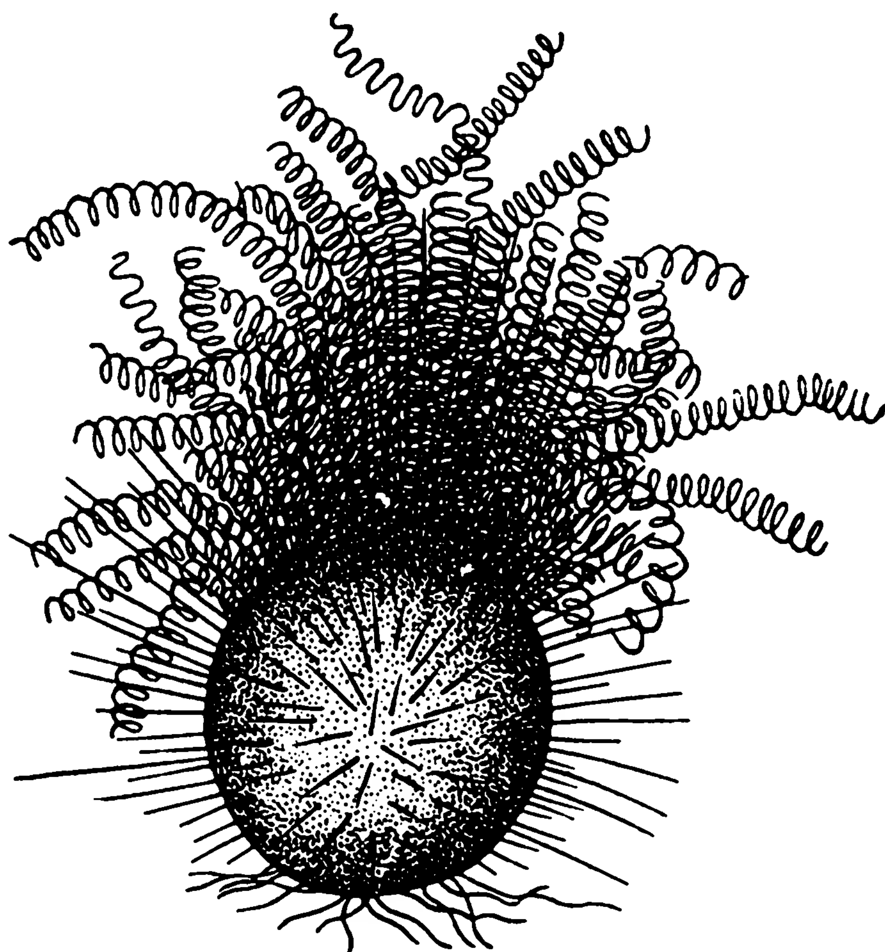


**Рис. 244.** *Chaetomium*: перитеций

Стенка сумок у них быстро лизируется, и зрелый перитеций содержит массу аскоспор, погруженных в слизь. Слизь набухает, и аскоспоры выходят из перитеция в виде длинного слизистого шнура.

У копротрофных грибов из рода *Sordaria* (семейство Sordariaceae) перитеции имеют тонкий пленчатый перидий бурого цвета и образуются на мицелии. Парафизы рано разрушаются, и зрелый перитеций содержит только сумки. Аскоспоры у видов этого рода темноокрашенные, со слизистой обверткой (рис. 245). Наиболее распространенный вид этого рода *S. fimicola* не образует анаморфной стадии и размножается только аскоспорами. Как у многих других копротрофных грибов, у видов рода *Sordaria* и других сордариевых, обитающих на экскрементах животных, преимущественно травоядных, имеются многочисленные адаптации к такому образу жизни. Носик перитеция у сордарии положительно фототропичен. Выброшенные из перитеция аскоспоры благодаря слизистым обверткам прилипают к траве, попадают вместе с ней в пищеварительный тракт травоядных животных, а затем, попав на навоз, прорастают.

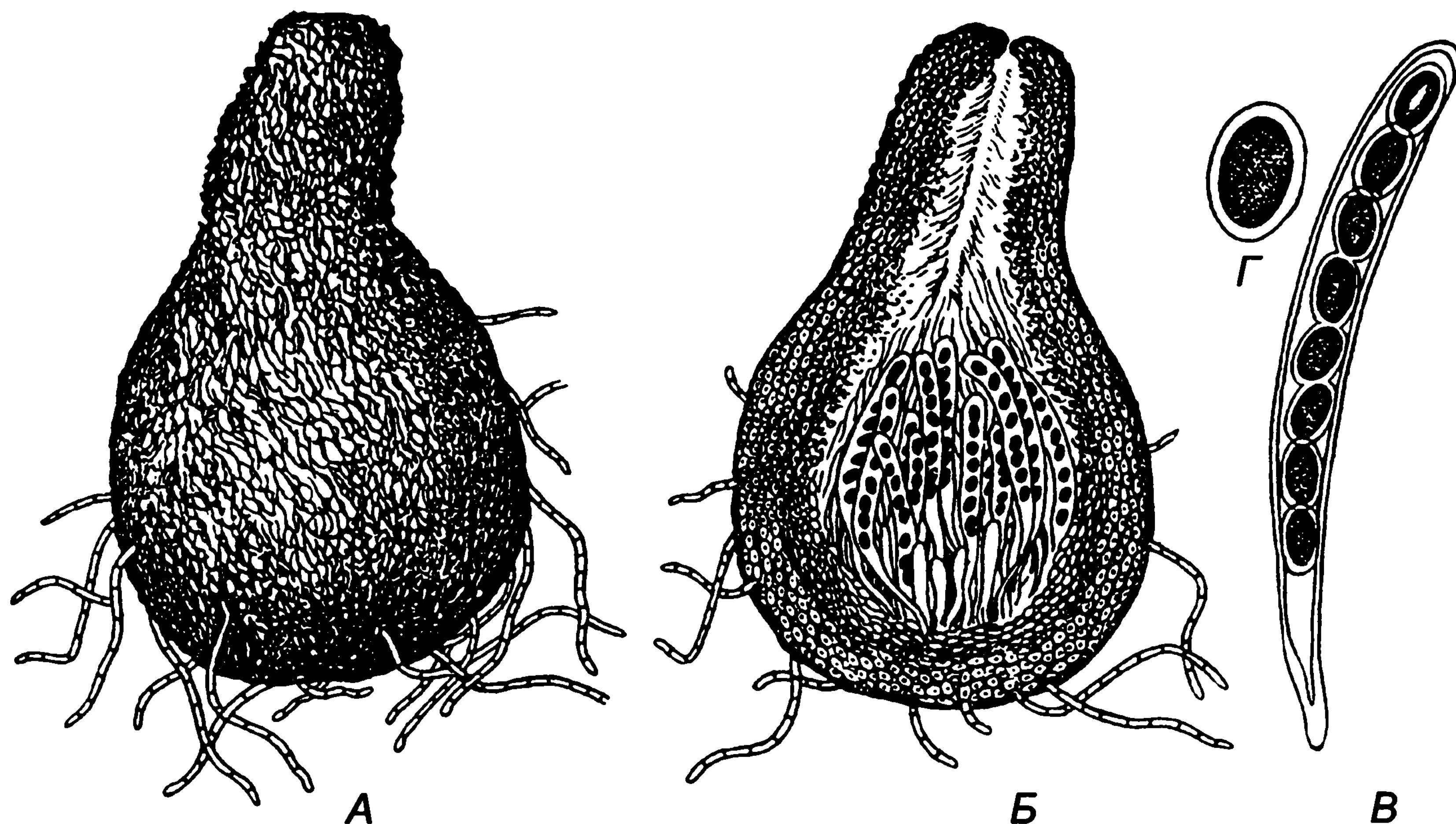



**Рис. 245.** *Sordaria*: перитеций.
*А* — внешний вид; *Б* — разрез; *В* — сумка; *Г* — аскоспора

Представители копротрофного рода *Podospora* образуют перитеции с тонким просвечивающим перидием. Их аскоспоры состоят из двух клеток — темноокрашенной и гиалиновой — и несут длинные слизистые придатки. Число аскоспор в сумке варьирует в широких пределах — от 4 (у *P. anserina*) до 128 (у *P. tarvesina*). У *P. anserina* образуются четыре аскоспоры, каждая из которых содержит по два ядра, поэтому этот вид псевдогомоталличен.

Виды рода *Sordaria* и близких родов хорошо растут в культуре на питательных средах, образуя многочисленные перитеции, поэтому их широко используют для изучения физиологии и генетики аскомицетов. Они представляют очень удобный объект для генетических исследований. Аскоспоры у них крупные и расположены в сумках в один ряд, оттуда их можно легко извлечь в определенной

последовательности при помощи микроманипулятора. Получены мутанты с различной окраской аскоспор.

Особенно широко используют в генетических исследованиях виды близкого к сордарии рода *Neurospora*. Его перитеции содержат многочисленные сумки и быстро исчезающие парафизы, аскоспоры коричневые, с орнаментацией в виде продольной исчерченности. Наиболее популярный объект генетики грибов — *N. crassa*. Этот вид гетероталличен. На мицелии гриба образуются протоперитеции — аскогоны, окруженные стерильными гифами. От аскогона отходят длинные ветвящиеся гифы, так называемые «поисковые гифы», функционирующие как трихогина. Если поисковые гифы встречают конидию или вегетативную гифу совместимого типа, происходит дикариотизация. Из оплодотворенного аскогона развиваются аскогенные гифы, а из них — сумки.

Другой вид этого рода — *N. sitophila* — благодаря образованию многочисленных, легко распространяющихся конидий и быстрому росту часто вызывает заражение культур в лабораториях.

Для грибов из семейства Sordariaceae разработана методика тетрадного гибридологического анализа. Она позволила обнаружить явление генной конверсии, послужившее основой для объяснения молекулярных механизмов генетической рекомбинации; получены первые биохимические мутанты и разработаны методы анализа отдельных этапов клеточного метаболизма; выяснена молекулярная природа старения мицелия.

## ПОРЯДОК ОФИОСТОМОВЫЕ (OPHIOSTOMATALES)

Небольшой порядок офиостомовые объединяет аскомицеты с темноокрашенными перитециями, содержащими беспорядочно расположенные сумки. Перитеции образуются на мицелии на поверхности субстрата или частично в него погружены. Они имеют шаровидную или грушевидную форму, обычно с длинным носиком, по длине в несколько раз превышающим диаметр перитеция. Парафизы в перитециях отсутствуют, но в их остиолах имеются перифизы. Стенки сумок рано лизируются, и зрелые перитеции содержат массу аскоспор, погруженных в слизь. При ее набухании аскоспоры вместе со слизью выходят из перитеция в виде слизистых капель. В цикле развития многих офиостомовых обычно присутствует анаморфная стадия, конидии которой представляют симподулоконидии, иногда аннелоконидии или алевриоконидии. Важное отличие офиостомовых от других групп аскомицетов — химический состав клеточных стенок, в которых обнаружены целлюлоза и рамноза.

Офиостомовые развиваются как паразиты высших растений или сапротрофы на растительных субстратах. Некоторые из них вызывают серьезные болезни растений, приносящие большой ущерб лесному хозяйству, например голландскую болезнь вязов.

Возбудитель голландской болезни вязов *O. ulmi* — один из наиболее известных и важных видов офиостомовых. Эта болезнь распространена в Европе и Северной Америке и наносит большой ущерб лесам, парковым и защитным насаждениям. У пораженных этим грибом деревьев внезапно желтеют и увядают

листья и усыхают концы ветвей. При сильном поражении все дерево может усохнуть в течение нескольких дней. Увядание вязов вызывается закупоркой сосудов молодых ветвей и действием токсина цератоульмина. Болезнь впервые появилась в Голландии в начале прошлого века, а затем распространилась по всей Европе и была завезена с бревнами на Американский континент. Сейчас как в Европе, так и в Северной Америке широко распространился близкий к *O. ulmi* вид *O. novo-ulmi*, отличающийся более высокой агрессивностью и более обильным образованием цератоульмина.

Весной под корой больных деревьев и в брачных галереях жуков-короедов развиваются черные коремии анаморфы этого гриба — *Graphium ulmi*. Конидии гриба переносятся на теле жуков-короедов (ильмовых заболонников) и вызывают заражение цветков, которыми питаются жуки. Ослабленное дерево заселяют короеды. Перитеции образуются в трещинах коры и в ходах жуков-короедов, но они менее обильны, чем коремии анаморфной стадии. Как конидии, так и аскоспоры гриба погружены в слизь, что облегчает их перенос насекомыми.

## ПОРЯДОК ДИАПОРТОВЫЕ (DIAPORTHALES)

Перитеции диапортовых имеют плотный кожистый перидий бурой или черной окраски. В носике перитеция находятся перифизы, однако парафизы всегда отсутствуют. Центр перитеция сначала псевдопаренхиматический, но по мере развития сумок псевдопаренхима разрушается. Сумки диапортовых имеют ножку, лизирующуюся при созревании, поэтому в зрелом перитеции сумки свободно лежат в его полости, погруженные в слизь. Они поочередно выталкиваются к остиоле перитеция и активно выбрасывают аскоспоры. Верхняя часть стенки сумки утолщена, и аскоспоры выходят из сумки через узкий канал.

В цикле развития диапортовых большую роль играют анаморфные стадии, причем в отличие от других групп сордариомицетов у представителей этого порядка обычно наблюдается агрегация конидиеносцев — образование лож и пикнид.

Как и у большинства других аскомицетов, паразитирующих на растениях, у диапортовых анаморфы образуются на живом растении, а перитеции развиваются после гибели растения или его частей на отмерших листьях, коре и ветвях деревьев и других растительных субстратах и обычно погружены в них. У многих представителей этого порядка перитеции формируются в стромах.

К этому порядку относятся многие возбудители болезней растений, например *Gnomonia erythrostoma*, вызывающая скручивание листьев вишни и черешни, *Cryphonectria parasitica* — возбудитель рака каштанов, *Magnaporte grisea* — телеоморфа возбудителя пирикуляриоза риса *Pyricularia oryzae*, возбудители антракноза (сухой гнили) многих растений.

*Cryphonectria parasitica*, паразитирующая на каштанах, вызывает у них серьезное заболевание — рак коры, поражающий ствол и ветви деревьев. Мицелий гриба распространяется в камбии, вызывая гипертрофию тканей, проявляющуюся в виде утолщений ствола и ветвей, а также опухолей. На некротизированной коре под перидермой находятся стромы гриба. Сначала в них образуются одна

или несколько крупных пикнид, из которых конидии выходят в виде слизистых шнуров. Позднее, после разрушения верхней части стромы с пикнидами, в ее нижней части развиваются перитеции с очень длинными носиками, полностью погруженные в строму (рис. 246). На пораженных деревьях отмирает кора, которая опадает, обнажая древесину. *C. parasitica* была завезена в Северную Америку и вызвала там гибель насаждений настоящего каштана. Этот вид приносит большой ущерб и в странах Европы, например в Швейцарии.

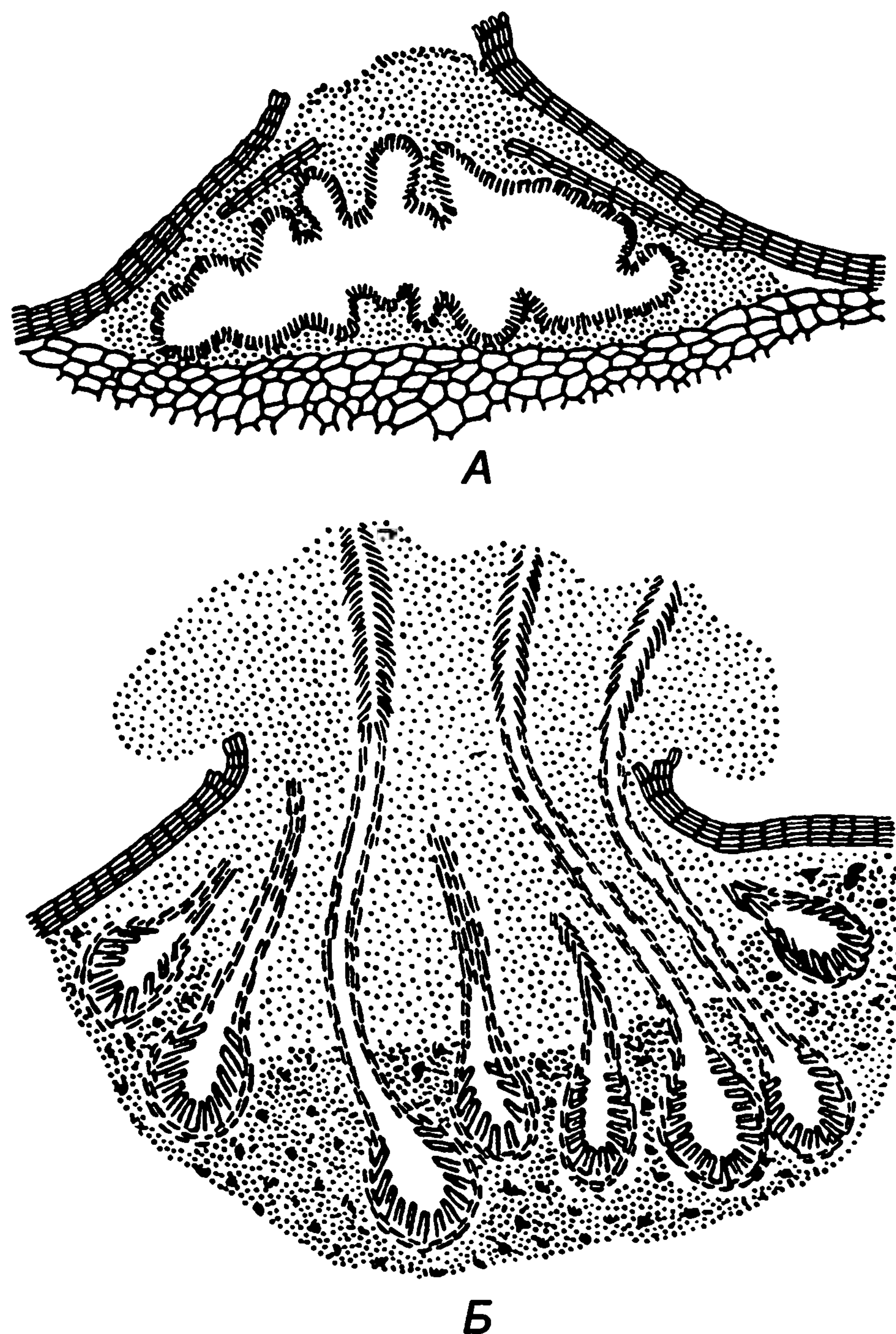



**Рис. 246.** *Cryphonectria parasitica.* *А* — строма с пикнидой; *Б* — строма с перитециями

## ПОРЯДОК КСИЛЯРИЕВЫЕ (XYLARIALES)

Преимущественно строматические грибы. Перитеции обычно погружены в стромы разнообразной формы; иногда (например, у рода *Rosellinia*) хорошо выраженные стромы отсутствуют, и перитеции образуются в субикулюме — рыхлом мицелиальном сплетении. Как перитеции, так и стромы темноокрашенные, жесткие, деревянистые до углистых. Сумки образуют широкий гимений, парафизы отходят от боковых стенок и дна перитеция. Аскоспоры бесцветные или темноокрашенные, одноклеточные или с перегородками. Анаморфы имеются в цикле развития многих представителей ксиляриевых.

Большинство представителей порядка — сапротрофы, преимущественно на ветвях, коре и древесине, немногие — копротрофы (род *Poronia*). Немногочисленные паразиты из этого порядка вызывают заболевания деревьев и виноградной лозы (например, возбудитель рака плодовых деревьев и винограда *Eutypa armeniacae*, некоторые виды рода *Hypoxylon*, *Rosellinia necatrix*, вызывающая белую гниль винограда и многих других растений).

У видов рода *Hypoxylon*, часто обитающих сапротрофно на древесине, коре, сухих ветвях деревьев и кустарников, стромы имеют полушаровидную или клубневидную форму (рис. 247, *А*). Конидиеносцы анаморфной стадии образуются на мицелии или на поверхности молодой стромы, после завершения конидиального спороношения в строме развиваются перитеции.

Представители рода *Xylaria* образуют хорошо дифференцированные стромы, расчлененные на стерильную и фертильную части. Виды этого рода обитают преимущественно на мертвой древесине, значительно реже — на других субстратах (сухих плодах, навозе) и особенно распространены в тропиках. Их стромы имеют

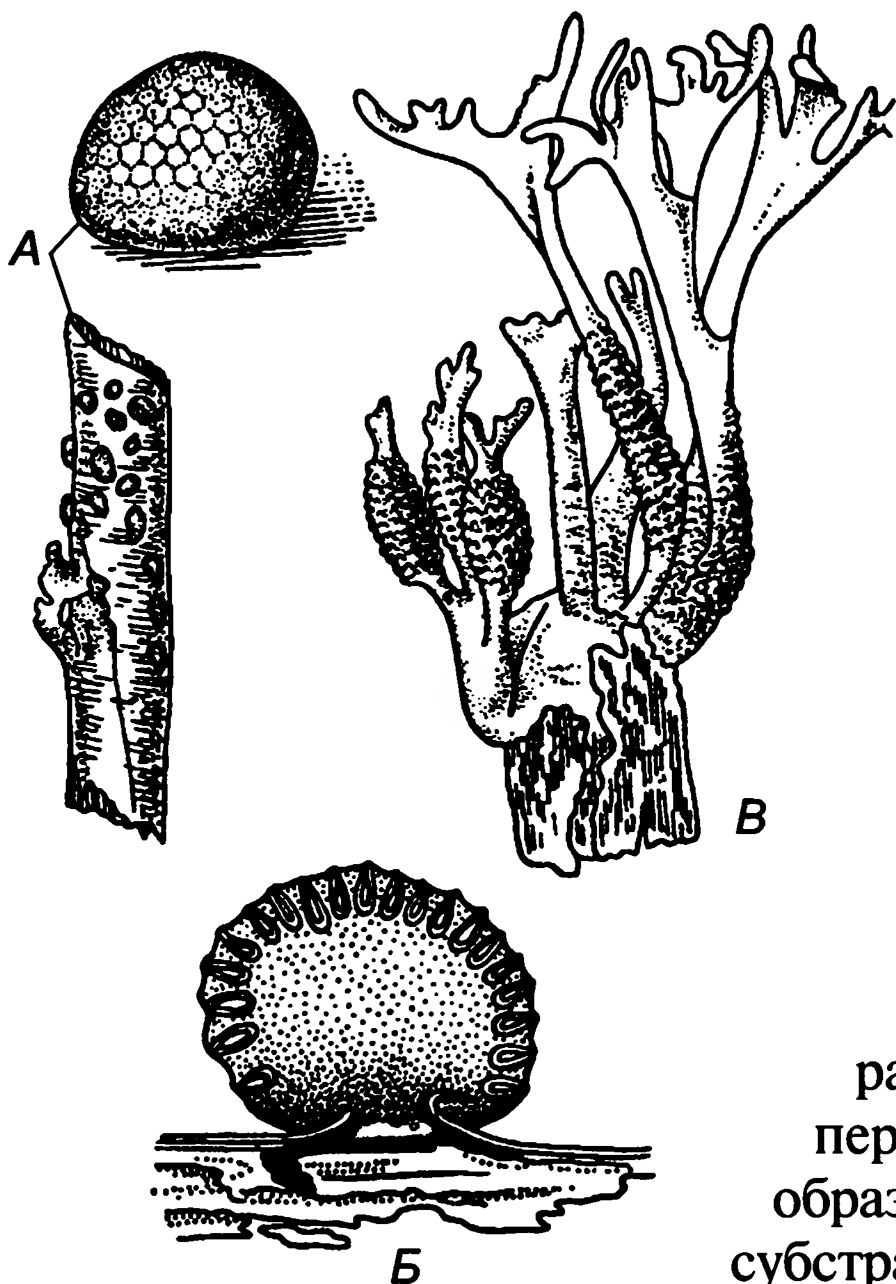



**Рис. 247.** Строматические представители порядка Xylariales.

*Hypoxylon*: *А* — внешний вид стром, *Б* — разрез стромы с перитециями; *В* — *Xylaria*: строма

булавовидную форму (как у обычного в умеренной зоне вида *X. polymorpha*) или разветвлены в виде оленьих рогов (рис. 247, *В*). На стромах сначала развивается анаморфа, а затем перитеции.

## ПОРЯДОК ГИПОКРЕЙНЫЕ (HYPOCREALES)

Гипокрейные — большая и разнообразная группа сордариомицетов, для которой характерны перитеции с мягким или мясистым перидием яркой или светлой окраски. Перитеции образуются на мицелии на поверхности или внутри субстрата, на рыхлом мицелиальном сплетении, называемом субикулюмом, или в стромах такой же консистенции и окраски, как и перитеции.

В старых системах аскомицетов (первая половина прошлого века) в этот порядок включали и спорыньевые (семейство Clavicipitaceae), также образующие ярко- или светлоокрашенные мягкие перитеции и стромы. С 50-х годов прошлого века положение спорыньевых в системе было пересмотрено, и они были выделены в самостоятельный порядок Clavicipitales. Основанием для этого послужили существенные различия в развитии перитециев у этих групп. Если по характеру развития перитециев спорыньевые сходны с сордариевыми, то гипокрейные имеют уникальный тип развития перитециев, свойственный только этой группе. Настоящие парафизы у них отсутствуют, а образуются апикальные парафизы — стерильные гифы, врастающие в полость молодого перитеция сверху. Цилиндрические или булавовидные сумки врастают снизу между апикальными парафизами.

Однако анализ нуклеотидных последовательностей генов 18S и 28S рРНК у представителей гипокрейных и спорыньевых, проведенный в середине 90-х годов XX в., не поддержал выделение этих двух порядков. Было показано, что они образуют монофилетичную группу и должны быть объединены в один порядок Hypocreales.

Свободные перитеции гипокрейных образуются на поверхности субстрата одиночно или группами либо погружены в него. У многих гипокрейных перитеции развиваются в субикулюме или в стромах. Субикулюм представляет собой поверхностное мицелиальное сплетение на субстрате. Он образуется, например, у многих видов рода *Hypomyces*, паразитирующих на других грибах.

По характеру расположения перитециев стромы гипокрейных могут быть двух типов. У одних представителей этого порядка формируются базальные

стромы с поверхностными перитециями, погруженными в строму только основаниями. Базальные стромы часто мелкие, не более 1 см, подушковидные или полушаровидные. Стромы такого типа встречаются у некоторых видов из рода *Nectria* (рис. 248). Второй тип — компактные стромы с погруженными в них перитециями. Их форма разнообразна: они могут быть распростертыми или подушковидными (виды рода *Hypocrea*), цилиндрическими, булавовидными, головчатыми (роды *Podostroma*, *Claviceps*, *Cordyceps*). Булавовидные и головчатые стромы обычно дифференцированы на стерильную ножку и расширенную часть, несущую перитеции. Перитеции чаще всего погружены в стромы, так что на поверхность выступают только носики перитециев в виде конических бугорков, редко значительная их часть поднимается над стромой (некоторые виды *Cordyceps*). Стромы развиваются на субстрате — древесине, коре, пораженных органах хозяина (например, у *Epichloe typhina*, см. рис. 251) и др. или из склероциев (род *Claviceps*, см. рис. 252) либо из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина (род *Cordyceps*, см. рис. 253). Стромы гипокрейных имеют светлую (белую или желтоватую) или яркую окраску, обычно желтую, оранжевую, красную, реже синюю, фиолетовую или темную.

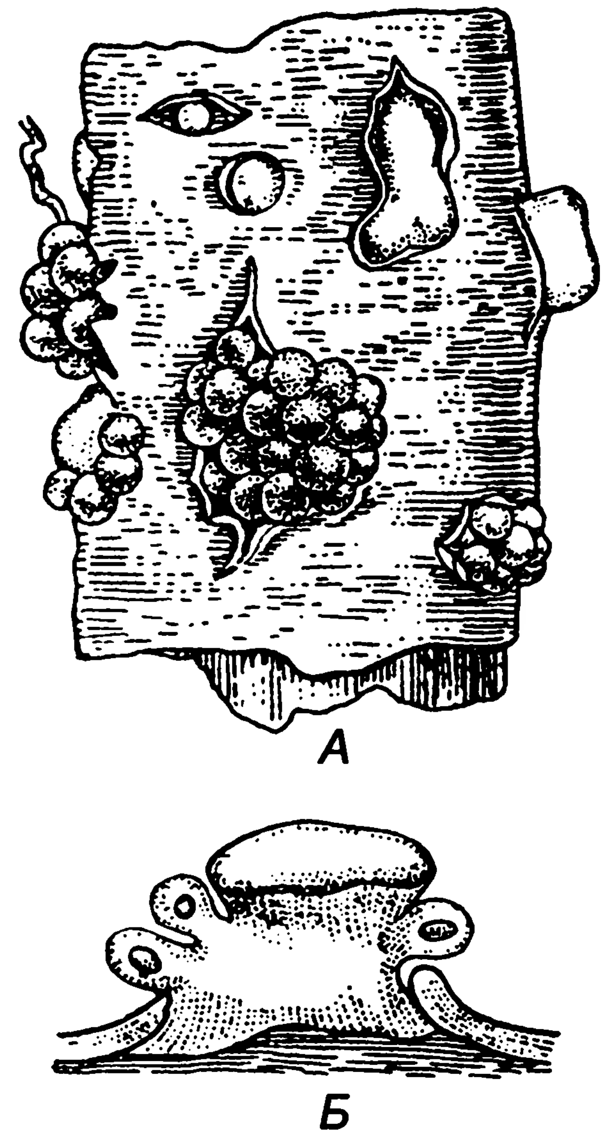



**Рис. 248.** *Nectria cinnabarina*.
*А* — внешний вид конидиальных污 污 стром и перитециев; *Б* — разрез через строму

В цикле развития гипокрейных часто присутствует анаморфа, нередко играющая важную роль в распространении того или иного вида, а иногда почти полностью замещающая телеоморфу. Многие дейтеромицеты произошли от гипокрейных, полностью утративших телеоморфы (например, формальные роды *Fusarium*, *Trichoderma*).

У многих гипокрейных отмечен плеоморфизм. Часто в цикле развития у грибов этого порядка образуются две конидиальные стадии (например, макро- и микроконидии анаморфы *Fusarium*).

Гипокрейные паразитируют на растениях, грибах и членистоногих, встречаются как сапротрофы в почве, на древесине, растительных остатках. Сапротрофы из этого порядка чаще всего обитают на древесине, коре, отмерших ветвях (виды из родов *Nectria*, *Hypocrea*, *Podocrea* и др.), а также в почве. Некоторые представители этого порядка — копротрофы. Многие гипокрейные паразитируют на миксомицетах, грибах и лишайниках. Паразиты растений развиваются на морских водорослях, мхах, папоротниках, однако большинство их поражает цветковые растения. Это виды рода *Nectria*, вызывающие серьезные болезни деревьев, виды родов *Gibberella*, *Epichloe* и *Claviceps*, часто паразитирующие на злаках, и др. Некоторые представители порядка, например виды рода *Cordyceps*, паразитируют на членистоногих, преимущественно насекомых.

Гипокрейные можно найти во всех зонах земного шара, многие из них распространены в умеренной зоне, однако наиболее разнообразно они представлены в тропиках.

Порядок объединяет четыре семейства.

■ У представителей **семейства нектриевые (Nectriaceae)** перитеции образуются свободно на субстрате или в базальных стромах. У видов рода *Nectria* перитеции образуются поодиночке или группами на субстрате или на маленьких подушковидных стромах. Самый обычный вид этого рода — *N. cinnabarina*, встречающийся повсеместно на отмерших ветвях кустарников и деревьев, преимущественно лиственных. Обычно он обитает как сапротроф, однако может развиваться и как раневой паразит.

Мицелий гриба развивается под корой ветвей. Весной и летом на нем образуется анаморфа — *Tubercularia vulgaris*. Конидиальные стромы имеют вид маленьких оранжево-розовых подушечек (рис. 248, *А*), на которых располагается слой простых или слабоветвящихся конидиеносцев с конидиями. Конидии гриба очень эффективно распространяются каплями дождя. Конидиальное спороношение у *N. cinnabarina* более обильно, чем сумчатое. Во время периода вегетации гриб размножается конидиями, а в районах с мягкой зимой конидии обычно образуются весь год.

Темно-красные перитеции гриба образуются в конце лета или осенью на тех же стромах или рядом с ними. Они закладываются по краям конидиальной стромы, у ее основания, и образуют большие группы (до 30 перитециев). С развитием перитециев вид стром меняется: они приобретают темно-красную окраску и зернистый вид (рис. 248, *А*). Аскоспоры чаще освобождаются весной.

*N. cinnabarina* способна поражать деревья, вызывая у старых экземпляров гибель отдельных ветвей, а у молодых сеянцев — полную гибель. Заражение обычно происходит через раны различного происхождения и морозобоины.

Из паразитов, относящихся к этому роду, наибольшее значение имеет *Nectria galligena*, распространенная в Европе и Северной Америке и вызывающая так называемый европейский, или обыкновенный, рак яблони. Заболевание наблюдается в районах с сильным увлажнением. Европейский рак кроме яблони поражает грушу, вишню и черешню, а также бук, дуб, клен и др. Возбудитель вызывает некроз коры, сопровождающийся появлением наплывов и глубоких ран. Гриб поражает стволы и ветви деревьев, иногда и плоды.

На мертвой коре и поверхности ран развивается анаморфа — конидии на мицелии или на небольших стромах кремово-белого цвета. Перитеции паразита формируются на пораженной коре и по краям ран. В отличие от *N. cinnabarina* у этого вида нет стром, и его темно-красные перитеции располагаются одиночно или группами непосредственно на субстрате. Гриб зимует в пораженной коре и древесине в виде мицелия, перитециев или аскоспор. Развитию паразита благоприятствует мягкий климат — продолжительное теплое лето и мягкая зима с достаточным количеством осадков.

Для другого важного рода из семейства нектриевых — *Gibberella* — характерны мягкие кожистые перитеции черного или черно-коричневого цвета. Если их рассматривать под микроскопом в лактофеноле, они имеют синюю окраску. Перитеции у представителей этого рода образуются непосредственно на субстрате или стромах темно-синего цвета.

Широко распространенный вид этого рода *G. fujikuroi* встречается во влажных теплых районах умеренной зоны, тропиках и субтропиках. Его можно обнаружить в окультуренных и неокультуренных почвах и на растениях из большого числа семейств, у которых он поражает корни, стебли, семена. Этот вид распространен преимущественно в конидиальной стадии — *Fusarium moniliforme* с очень обильными микроконидиями, образующими порошковидный налет, и небольшим количеством макроконидий изогнутой веретеновидной формы с тремя—семью перегородками. Перитеции гриба развиваются только на отмерших частях растений.

Особенно часто *G. fujikuroi* вызывает заболевания злаков — риса, сахарного тростника, кукурузы, сорго. У больных растений вытягиваются междоузлия, листья становятся более узкими и длинными, а при сильном поражении растения становятся хлоротичными и гибнут. Эти симптомы вызывают ростовые вещества — гиббереллины, которые гриб образует в тканях пораженных растений. Гиббереллины были выделены из культуры гриба. Они обнаружены также у многих высших растений. Эти соединения стимулируют рост и цветение растений, образование α-амилазы при прорастании зерна ячменя и приготовлении солода, развитие плодов, не содержащих семян. Другой вид этого рода — *Gibberella zeae* — распространен как паразит на злаках по всему земному шару. Он развивается на пшенице, ячмене, ржи, овсе, в тропиках и субтропиках — на рисе и кукурузе, поражая всходы, корни, стебли и соцветия взрослых растений. Во влажных районах гриб вызывает заболевание пшеницы, приводящее к снижению урожая, ухудшению качества зерна. Пораженное зерно содержит микотоксин из группы трихотеценов и при употреблении его в пищу вызывает отравление (так называемый «пьяный хлеб»). На колосьях и соломине образуется розовый налет конидий анаморфы этого вида — *Fusarium graminearum*. В конце периода вегетации и после уборки в снопах на пораженной соломе группами развиваются черно-синие перитеции гриба (рис. 249).

■ У представителей **семейства гипокрейные (Hypocreaceae)** перитеции образуются в хорошо развитых стромах. Виды рода *Hypocrea* — сапротрофы на древесине, растительных остатках, мхах, старых плодовых телах трутовиков. Стромы у них распростертые, подушковидные или полушаровидные, мясистой или восковатой консистенции, обычно светлоокрашенные (беловатые, светло-желтые, зеленоватые) или более темные. Перитеции располагаются в один ряд по периферии стромы и полностью в нее погружены (рис. 250). У некоторых видов анаморфа в цикле развития значительно преобладает над телеоморфой, которая развивается лишь спорадически.

Широко распространенный в почвах, на древесине, растительных остатках и целлюлозосодержащих материалах вид *Trichoderma viride* — анаморфа представителя гипокрейных — *Hypocrea rufa*. Его красноватые или красновато-коричневые стромы образуются на древесине, коре и реже на сухой траве. Они имеют подушковидную форму, располагаются группами и часто сливаются (рис. 250, *А*). Иногда стромы дифференцируются на короткую стерильную ножку и подушковидную часть, в которую погружены перитеции (рис. 250, *Б*). В природе этот вид встречается преимущественно в анаморфной стадии. *T. viride* — активный продуцент целлюлаз, использующийся для их промышленного получения.

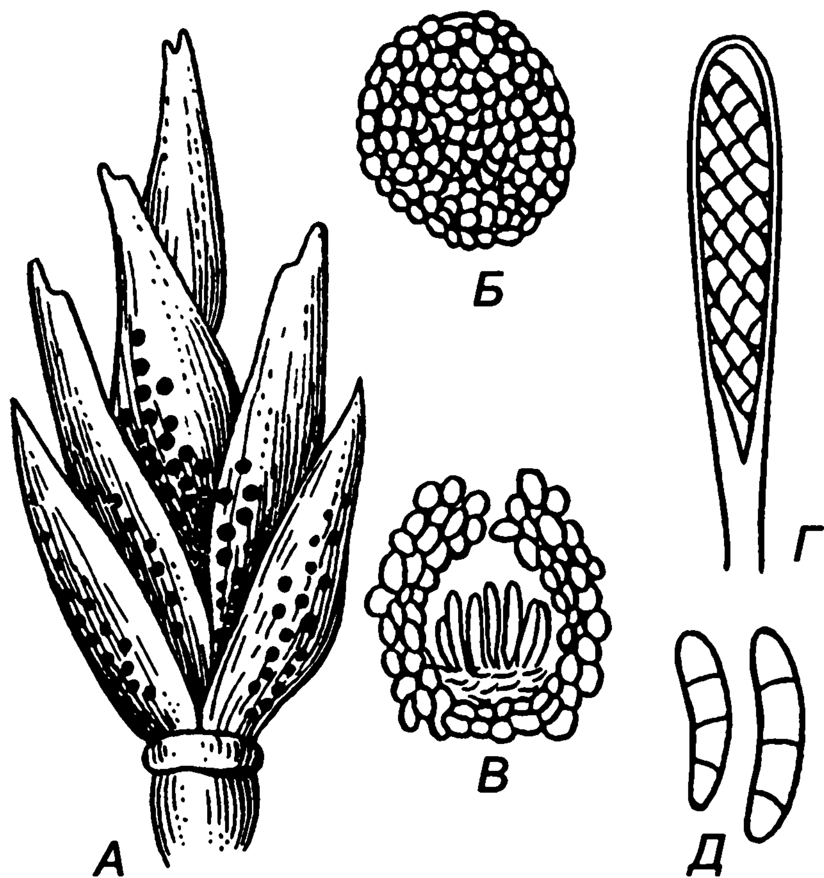



**Рис. 249.** *Gibberella zeae.*
*А* — перитеции на колосках пшеницы; *Б* — внешний вид перитеция; *В* — разрез перитеция; *Г* — сумка; *Д* — аскоспоры

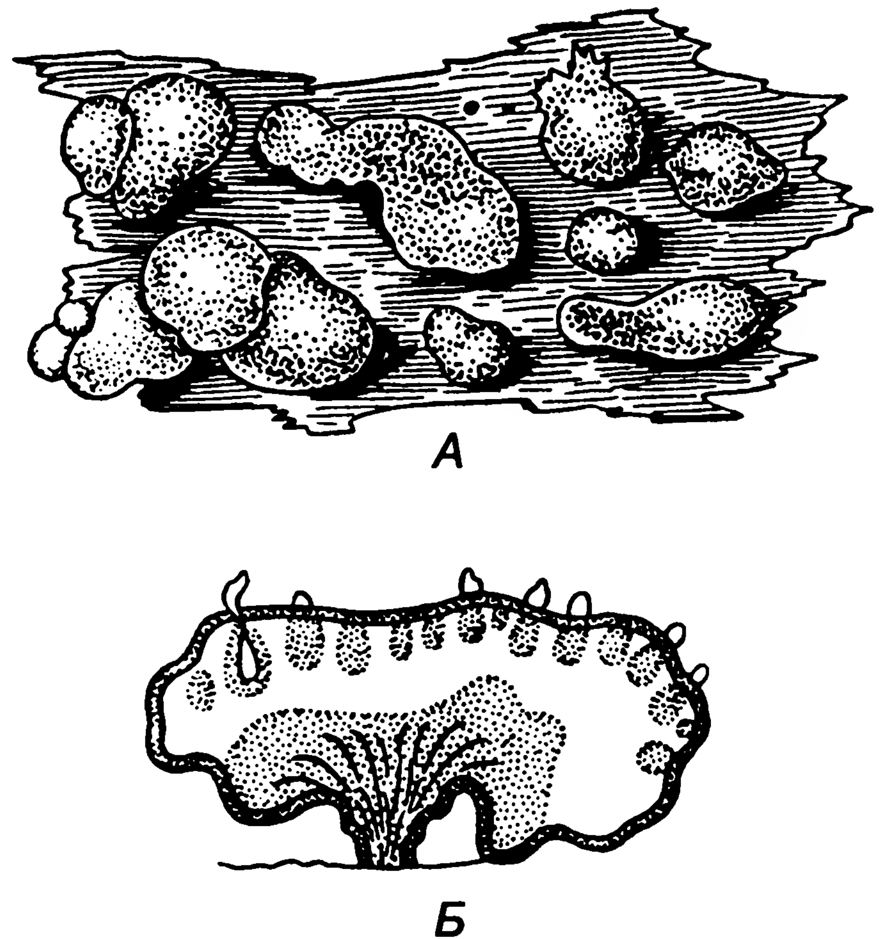



**Рис. 250.** *Hypocrea.*
*А* — внешний вид; *Б* — разрез стромы

■ **Семейство спорыньевые, или клавицепсовые (Clavicipitaceae)**, характеризуется хорошо развитыми стромами разнообразной формы: от распростертых по субстрату до булавовидных или головчатых. Стромы развиваются на субстрате — пораженных органах растения-хозяина, как, например, у *Epichloe typhina* (см. рис. 251), или из склероциев (виды рода *Claviceps*, см. рис. 252), или из мумифицированных тканей хозяина, пронизанных гифами гриба (виды рода *Cordyceps*, см. рис. 253). Лишь у немногих представителей этого семейства строма развита слабо и представляет рыхлый субикулюм или вообще отсутствует.

Перитеции спорыньевых имеют типичное строение. На ранних стадиях развития в них присутствуют настоящие парафизы, которые обычно быстро лизируются. Сумки очень длинные, цилиндрические, с утолщенной на вершине стенкой. Аскоспоры всегда нитевидные, обычно с многочисленными поперечными перегородками. У многих представителей семейства после освобождения из сумки аскоспоры распадаются на отдельные клетки, каждая из которых способна к прорастанию. К моменту созревания аскоспор в верхней утолщенной части сумки образуется пора, через которую они выходят наружу. Аскоспоры расположены в сумке пучком и выбрасываются из нее поочередно.

В цикле развития многих спорыньевых большую роль играют анаморфы.

Большинство представителей семейства — паразиты на цветковых растениях, членистоногих и грибах. Лишь очень немногие из них обитают как сапротрофы на почве или древесине. Большую группу составляют паразиты растений, встречающиеся исключительно на однодольных из семейств злаковые и осоковые. Наиболее распространенные из них — *Claviceps purpurea*, развивающийся на многочисленных видах злаков, и *Epichloe typhina* — возбудитель чехловидной болезни многолетних злаков. Для этой группы видов характерна строгая орга-

нотропная специализация. Большинство из них развивается на строго ограниченных частях растений — побегах с зачатками соцветий, в завязях и т.д.

У *E. typhina* распростертые стромы расположены на побегах, окружая их в виде чехла. На его поверхности образуются мелкие одноклеточные конидии. В июле—августе конидиальная строма утолщается и приобретает оранжевую окраску; в ней развиваются многочисленные перитеции (рис. 251, *А*, *Б*). Мицелий паразита распространяется в растении диффузно, по межклетникам, а в зоне соцветия его гифы внедряются в клетки сосудистых пучков. Перитеции развиваются только на побегах, содержащих соцветия.

Этот вид встречается на многочисленных видах многолетних злаков, особенно часто на полевице, еже, а также на овсянице, мятликах, вызывая у них так называемую «чехловидную болезнь», приносящую серьезный ущерб при культуре трав на семена.

Представители спорыньевых (виды родов *Epichloë* и *Balansia*) и близкого к ним анаморфного рода *Neotyphodium* могут обитать как эндофиты в тканях злаков и осок. Большинство из них системно распространяется в надземных частях растений и переносится с семенами. Эндофиты образуют биологически активные вещества (алкалоиды) и могут защищать зараженные растения от поедания травоядными животными и повреждения насекомыми и инфекции другими грибами. Обычно эндофиты стимулируют также рост инфицированных ими растений. Однако известны случаи подавления роста растений, их цветения и образования семян некоторыми эндофитами. Они могут также вызывать токсикозы травоядных животных при поедании зараженных растений.

Виды рода *Claviceps* образуют темные твердые склероции различной формы и размеров в завязи растения-хозяина. Из склероциев после перезимовки развиваются головчатые стромы желтого или красноватого цвета с погруженными в них перитециями (рис. 252, *Б*, *В*). Большинство представителей этого рода развивается на злаках. Наиболее распространенный и важный в хозяйственном отношении вид *C. purpurea*. Он паразитирует на многочисленных видах злаков, как культурных, так и дикорастущих. Особенно часто встречается на ржи, тимофеевке, пырее, костре, поражает также пшеницу, ячмень, райграс, молинию и другие травы.

На пораженных спорыньей соцветиях хорошо заметны ***склероции***, имеющие вид черно-фиолетовых рожков (рис. 252, *А*). Они представляют зимующую стадию гриба. Склероции зимуют в почве, куда они попадают при уборке урожая с культурных или дикорастущих злаков, встречающихся по краям полей, межам. Весной склероции

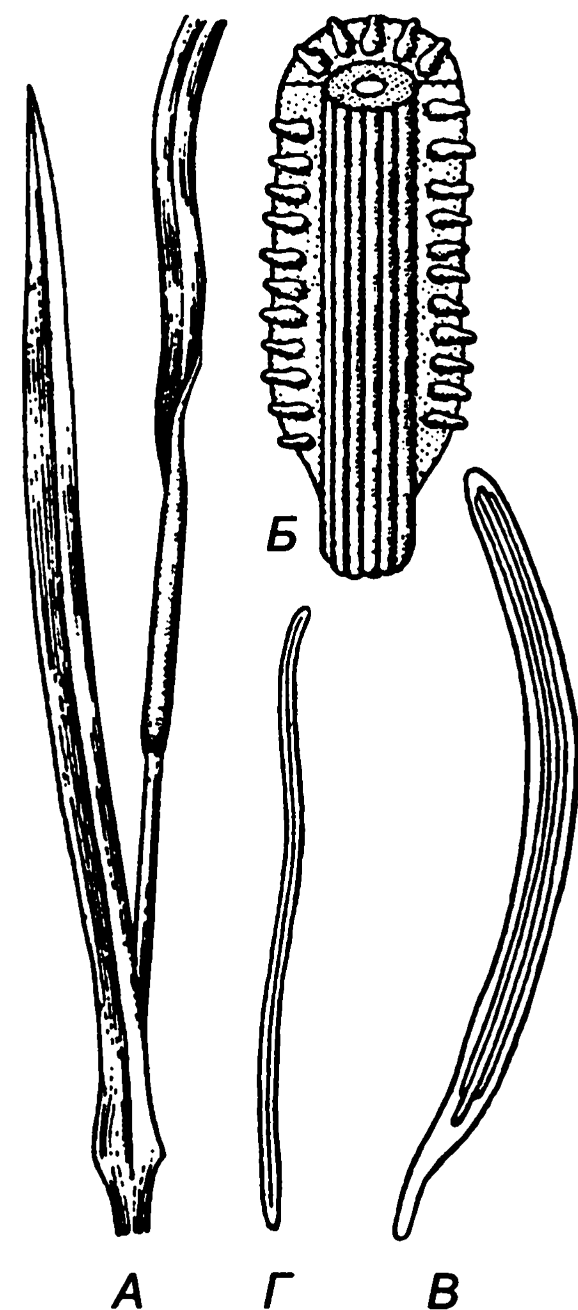



**Рис. 251.** *Epichloë typhina.*

*А* — внешний вид растения, пораженного «чехловидной болезнью»; *Б* — разрез стромы с перитециями; *В* — сумка с аскоспорами; *Г* — аскоспора

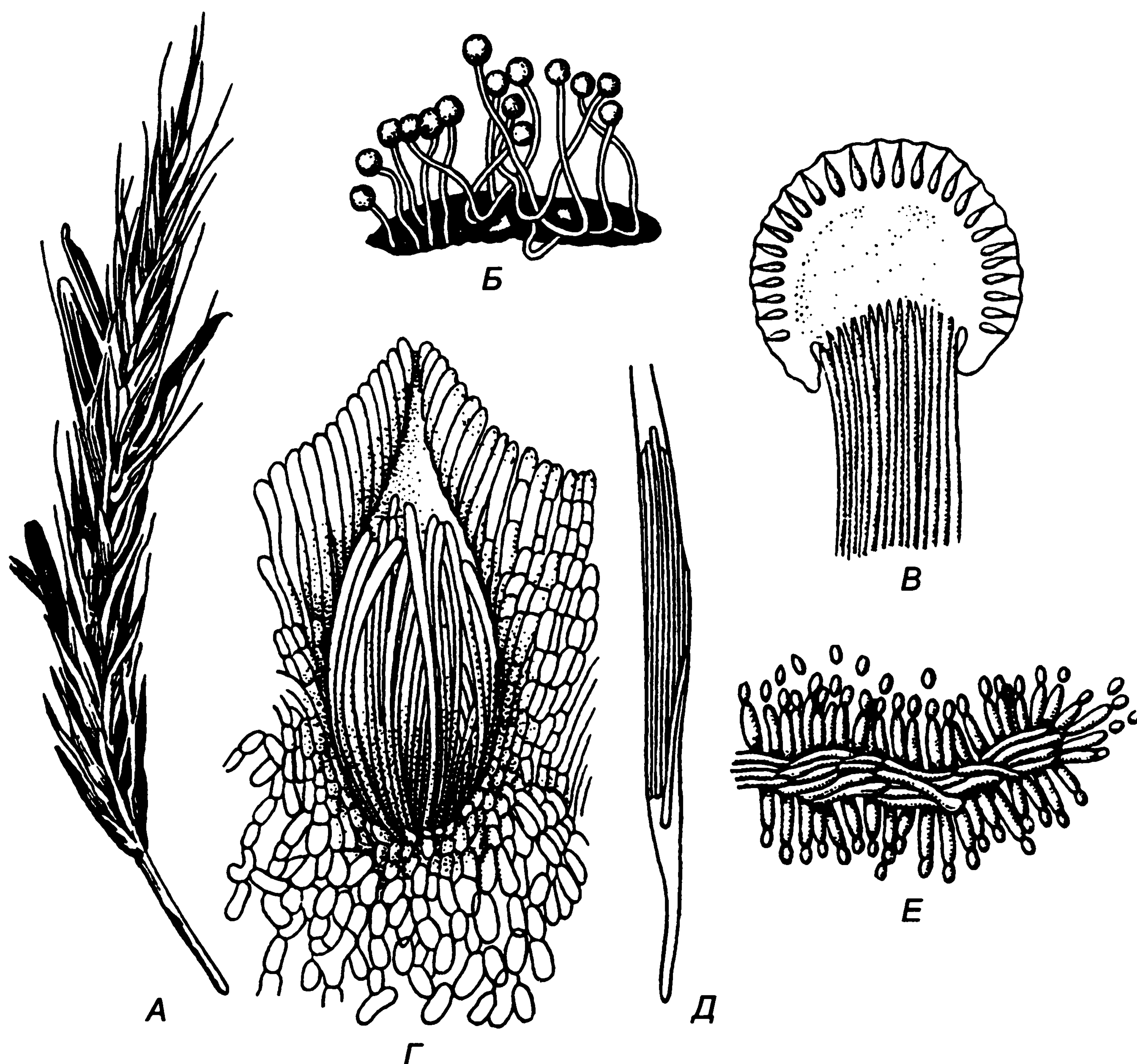



**Рис. 252.** *Claviceps purpurea.*

*А* — колос ржи со склероциями; *Б* — склероций, проросший головчатыми стромами; *В* — разрез стромы; *Г* — отдельный перитеций в строме; *Д* — конидиальная стадия — *Sphacelia*; *Е* — сумка с аскоспорами

прорастают красноватыми головчатыми стромами с перитециями. Из каждого склероция обычно развивается несколько стром (рис. 252, *Б*). Их число и размеры зависят от размеров склероциев.

Аскоспоры *C. purpurea* заражают злаки во время цветения. После выбрасывания из перитециев они разносятся ветром и попадают на растения. Если аскоспора попадает на цветковые чешуи, ее ростковая трубка не способна через них приникнуть и заражение не происходит. Если же цветковые чешуи открыты, аскоспоры попадают на рыльце пестика, прорастают и их ростковые трубки достигают завязи. Через несколько дней после заражения на растениях развивается анаморфа гриба — *Sphacelia* (рис. 252, *Е*). В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, продуцирующих многочисленные мелкие конидии, погруженные в капли «медвяной росы». Медвяная роса играет существенную роль в распространении конидий: она имеет неприятный запах и содержит большое количество сахаров; привлеченные ею насекомые переносят конидии на здоровые растения. Конидии могут распространяться и каплями

дождя, при трении колосьев друг о друга под действием ветра, а после высыхания капель «медвяной росы» они могут переноситься ветром. Склероции развиваются медленно. Сначала они желтовато-коричневые, затем приобретают серо-фиолетовую или черно-фиолетовую окраску. Полное их созревание происходит ко времени спелости зерна. В пораженных цветках ткани завязи полностью разрушаются и замещаются мицелием гриба.

Развиваясь на культурных злаках, спорынья лишь в незначительной степени снижает их урожай. Ее значение в первую очередь определяется образованием в склероциях алкалоидов. *Claviceps purpurea* — один из давно известных токсических грибов. В современную эпоху токсикоз у людей, вызываемый алкалоидами спорыньи, попавшими в зерно, а затем в муку и продукты из нее, наблюдается очень редко. Однако в прошлом этот токсикоз был широко распространен в Европе и в периоды сильных вспышек уносил большое число жертв.

Клавицепсотоксикоз, или эрготизм, обусловлен способностью алкалоидов спорыньи вызывать сокращение гладкой мускулатуры и сосудов и их действием на нервную систему. Алкалоиды спорыньи применяются в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний. В официальную медицину спорынья была введена в начале XIX в., тогда же было начато изучение алкалоидов, содержащихся в склероциях гриба. Однако еще задолго до этого склероции применяли в акушерстве.

Склероции спорыньи содержат две группы алкалоидов: производные лизергиновой или изолизергиновой кислот и пептидные алкалоиды. В промышленном производстве алкалоиды получают путем их биосинтеза в сапротрофной культуре спорыньи; возможно и получение их из склероциев, специально выращенных на растениях.

Многие виды спорыньевых паразитируют на членистоногих (насекомых и пауках). Таково большинство видов рода *Cordyceps*. Эти виды паразитируют также на грибах, но значительно реже. Их стромы развиваются из плотной массы мицелия, заполняющей мумифицированное тело хозяина — псевдосклероция. Размеры и форма стром разнообразны (рис. 253). Один из наиболее распространенных видов — *C. militaris*, развивающийся на личинках и куколках бабочек, зимующих в почве. Он часто встречается на куколках коконопрядов. Аскоспоры гриба, попадая на покровы восприимчивой куколки, прорастают, и их ростковые трубки внедряются в нее через дыхальца или непосредственно через покровы, гидролизуя хитин. Гифы гриба развиваются в теле насекомого, образуя цилиндрические гифенные тела, постепенно заполняющие



**Рис. 253.** *Cordyceps*: псевдосклероций в теле личинки бабочки, проросший стромами

все тело хозяина. После гибели куколки и поглощения грибом всего ее содержимого в сохранившихся покровах образуется твердая гифенная масса псевдосклероция. Осенью псевдосклероции прорастают оранжево-желтыми или оранжево-красными булавовидно-головчатыми стромами, которые поднимаются над поверхностью почвы.

## Класс леоциомицеты (Leotiomycetes)

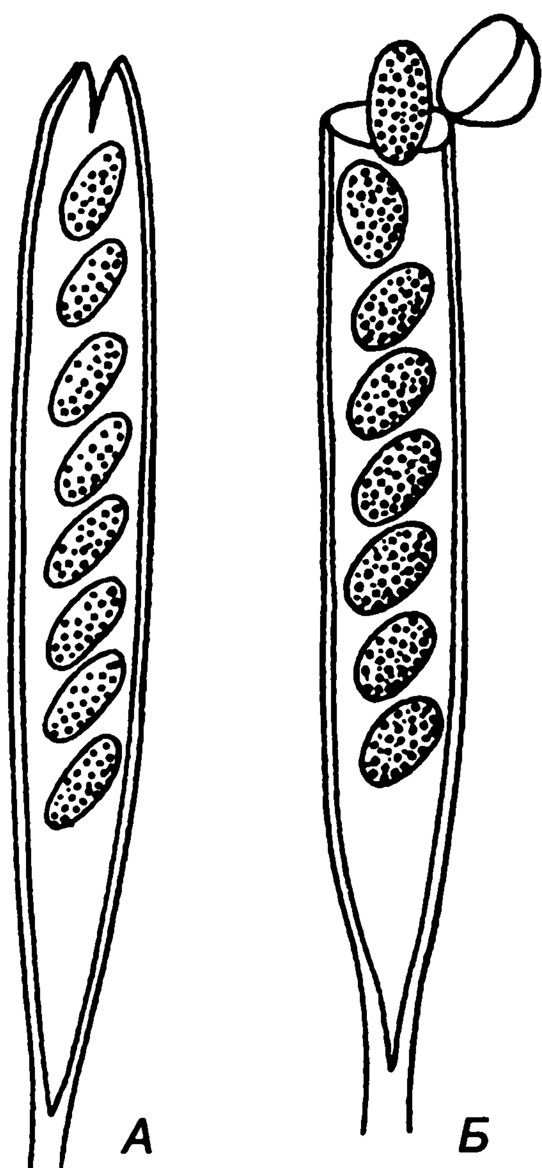



**Рис. 254.** Вскрывание сумок у леоциомицетов (*А*) и пезизомицетов (*Б*)

Плодовые тела у леоциомицетов — большей частью типичные апотеции, образующиеся на мицелии в стромах различного строения, консистенции и окраски (черные склероциальные — у представителей порядка ритисмовые — Rhytismatales, мясистые желтоватые или оранжевые — в порядке Cyttariales) или из склероциев. У некоторых представителей порядка леоциевые (Leotiales) известны нетипичные апотеции — булавовидные, в виде шляпки с ножкой или другой формы (см. рис. 257). Для класса характерны сумки, вскрывающиеся при освобождении аскоспор трещиной или порой (***иноперкулятные***), хорошо отличающиеся от вскрывающихся крышечкой (***оперкулятных***) сумок грибов из класса пезизомицеты (Pezizomycetes) (рис. 254).

Представители класса обитают как сапротрофы на различных растительных субстратах, принимая активное участие в разложении растительного опада и отмерших частей растений. Среди них известны и многочисленные паразиты растений, вызывающие болезни вегетирующих растений, гнили плодов и овощей при хранении.

Класс леоциомицеты объединяет три порядка: леоциевые, ритисмовые и циттариевые.

### ПОРЯДОК ЛЕОЦИЕВЫЕ (LEOTIALES)

Для порядка леоциевые, самого крупного в классе леоциомицеты, характерны типичные апотеции небольших размеров: от долей миллиметра до 2—3 см. Они могут быть сидячими, без ножки, или иметь хорошо развитую, часто длинную ножку. У некоторых леоциевых анатомическое строение апотеция упрощено: отсутствует мякоть, или медуллярный эксципул, и они состоят только из внешнего эксципула, субгимения и гимения. Лишь у немногих представителей группы апотеции видоизменены и имеют булавовидную, шпателевидную или иную нетипичную для апотециев форму (см. рис. 257).

Половой процесс у многих леоциевых — сперматизация: оплодотворение аскогона мелкими специализированными клетками-спермациями. Апотеции развиваются на мицелии на растительных остатках или на почве, крайне редко —

на живых растениях, а у представителей семейства склеротиниевые (Sclerotiniaceae) из склероциев. Аскоспоры леоциевых часто многоклеточные, асимметричные, у некоторых окрашенные.

В цикле развития многих леоциевых большое значение имеет анаморфная стадия. Во многих случаях увеличение роли анаморфы наблюдается у видов, паразитирующих на растениях; у сапротрофных видов анаморфы встречаются редко.

Леоциевые представлены как сапротрофами, так и паразитами растений. Сапротрофы обитают на различных растительных субстратах, вызывая разложение опада в лесах, отмерших стеблей и листьев травянистых и других растительных остатков. Немногие виды развиваются на почве (например, семейство геоглоссовые — Geoglossaceae).

Многие леоциевые — паразиты растений, вызывающие поражения различных частей вегетирующих растений и гнили овощей при хранении. Среди них есть виды как с широким кругом растений-хозяев из разных семейств (например, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Botryotinia fuckeliana*), так и узкоспециализированные, поражающие один или несколько близких видов (например, возбудители рака лиственницы — *Lachnellula willkommii*, антракноза смородины — *Pseudopeziza ribis*). Большинство склеротиниевых являются некротрофными паразитами, сначала убивающими ткани хозяина, а затем питающимися мертвым органическим веществом.

Один из наиболее распространенных видов паразитических леоциевых — *Monilinia fructigena*. Для него и других видов этого рода характерно образование полых склероциев в плодах растений из семейств розоцветные (яблоня, груша, вишня и др.) и вересковые (брусника, багульник). В цикле их развития всегда наблюдается анаморфа — подушечки коротких конидиеносцев, на которых образуются длинные, часто ветвящиеся цепочки конидий (рис. 255).

*M. fructigena* вызывает плодовую гниль яблок и груш. Гриб заражает плоды только с поврежденной кожицей, поэтому инфекция часто переносится жуком-казаркой. Питаясь тканями пораженных плодов, жук во время яйцекладки переносит в здоровый плод конидии гриба на лапках, брюшке и в экскрементах.

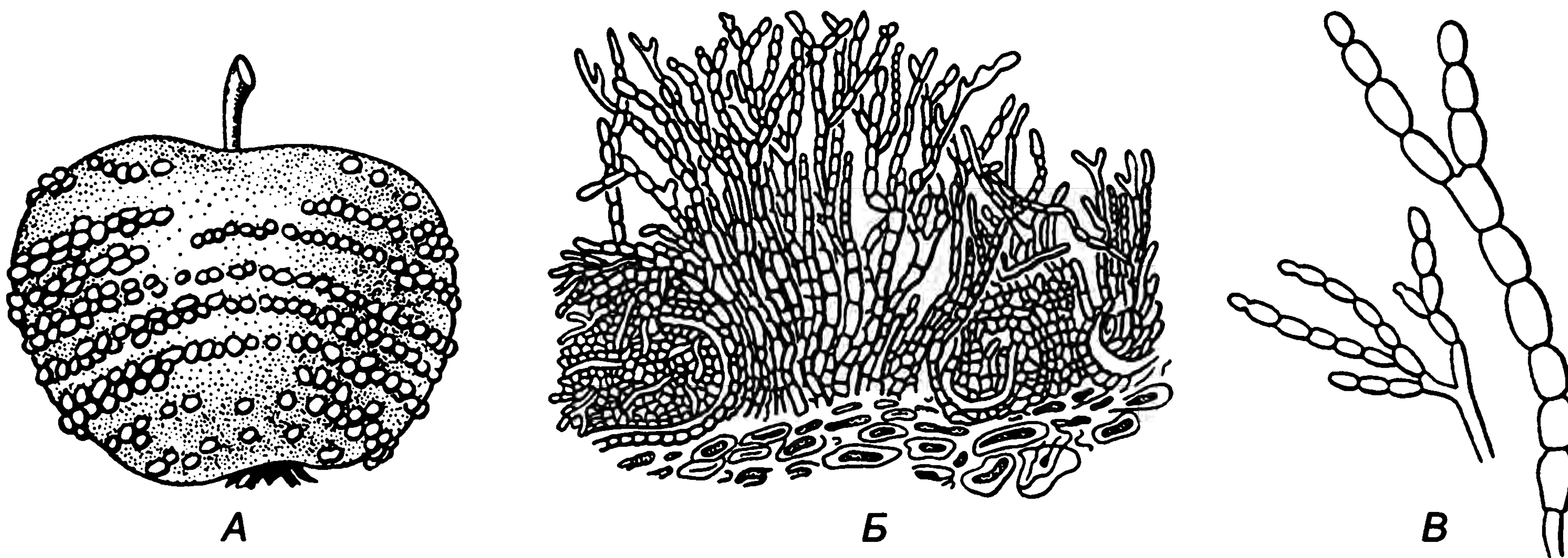



**Рис. 255.** *Monilinia fructigena.*

*А* — пораженный плод яблони с конидиальным спороношением гриба; *Б* — анаморфа — *Monilia*; *В* — отдельные конидиеносцы с конидиями

Конидии гриба прорастают одновременно с развитием личинок жука, которые питаются зараженной мякотью плода. На пораженных плодах образуются пятна отмершей ткани, а на них концентрическими кольцами развиваются желтоватые подушечки конидиального спороношения гриба (рис. 255, *А*). Такие плоды опадают с дерева и служат источником инфекции. В зараженных плодах, оставшихся на дереве, формируются полые шаровидные склероции, снаружи и внутри покрытые черной корой. Они располагаются под эпидермисом и сохраняют форму плодов. Склероции зимуют, а весной на них снова развивается конидиальное спороношение гриба. Апотеции у этого вида образуются очень редко.

Центральный вид рода *Sclerotinia* из порядка леоциевые — *S. sclerotiorum*, вызывающий белую гниль различных растений. Он поражает как вегетирующие растения, так и овощи при хранении. Вид развивается на стеблях и соцветиях подсолнечника, на плодах кабачков, огурцов и многих других растений, а также в хранилищах на моркови, свекле и других овощах. На поверхности пораженных частей растения он образует войлочный или пушистый белый мицелий, на котором в большом количестве формируются шаровидные или продолговатые черные склероции (рис. 256). Если склероции развиваются внутри растения, они приобретают форму тех полостей, в которых образовались. Так, в корзинках подсолнечника образуются крупные сетчатые склероции, заполняющие всю корзинку. Склероции имеют белую или сероватую мякоть и черную кору (рис. 256, *Б*). Анаморфа у *S. sclerotiorum*, как и у других видов этого рода, отсутствует. Апотеции образуются из склероциев весной. Пораженная ткань растения под действием ферментов гриба размягчается и разрушается.

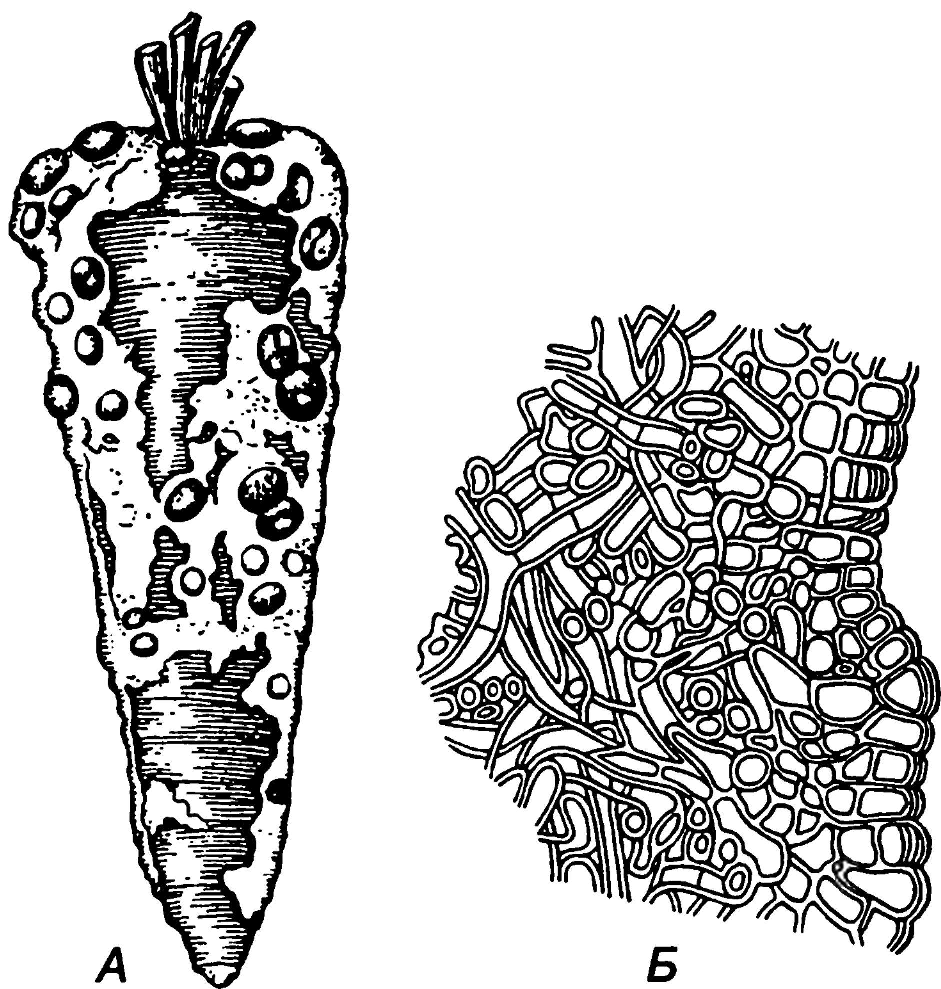



**Рис. 256.** *Sclerotinia sclerotiorum.*
*А* — мицелий и склероции гриба на моркови; *Б* — разрез склероция

*Botryotinia fuckeliana* вызывает серую гниль как вегетирующих растений, так и овощей и плодов при хранении. Она часто наблюдается на землянике, малине, пионах, винограде и многих других растениях. Вид встречается в природе преимущественно в стадии анаморфы — *Botrytis cinerea*, образующей на пораженных частях растений пушистый серый налет. На мицелии этого вида формируются также склероции типичного строения.

Сапротрофные леоциевые обычно можно обнаружить на древесине, растительных остатках, реже — на почве в лесах. Так, на поваленных стволах деревьев и крупных ветвях часто развиваются хорошо заметные многочисленные апотеции *Bisporella citrina*. На почве в хвойных лесах обычно встречаются довольно крупные шпателевидные апотеции *Spathularia spathulata* или образующие круги («ведьмины кольца») апотеции *Cudonia circinans*, состоящие из тонкой ножки и волнистой шляпки, на поверхности которой располагается гимений (рис. 257).

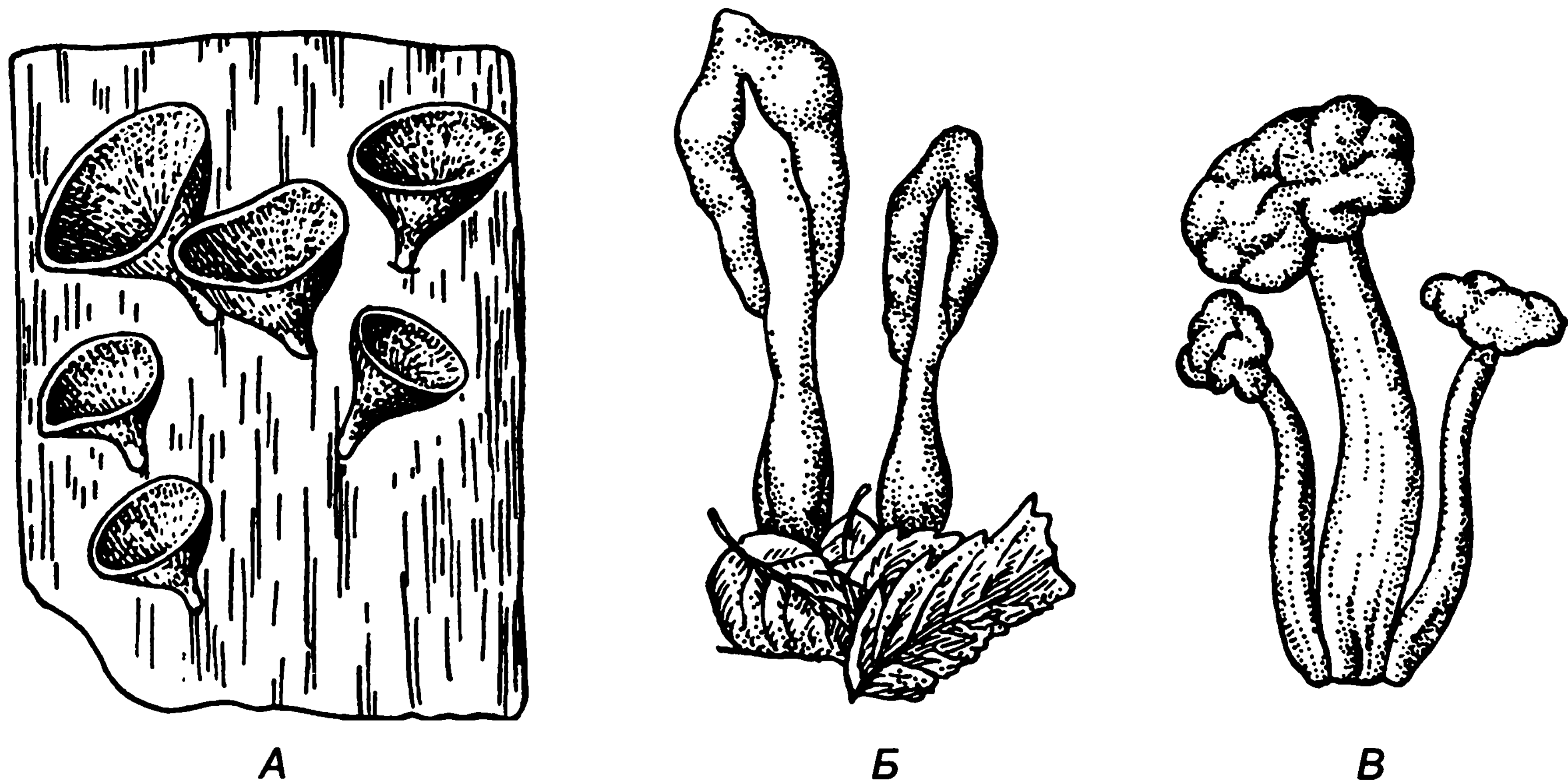



**Рис. 257.** Порядок Leotiales: апотеции *Bisporella* (*А*), *Sphatularia* (*Б*) и *Cudonia* (*В*)

## ПОРЯДОК РИТИСМОВЫЕ (RHYTISMATALES)

Представители ритисмовых образуют в стромах апотеции, долго прикрытые сплетением мицелия. Они вскрываются к моменту созревания сумок в результате разрыва прикрывающего их мицелиального сплетения лопастями или щелью. Форма апотециев у этой группы округлая или удлиненная, линейная, причем удлиненные апотеции внешне похожи на гистеротеции локулоаскомицетов, развивающиеся по асколокулярному типу. Апотеции и стромы черные. В них расположен гимений, состоящий из сумок и парафиз. Аскоспоры имеют разнообразную форму — от эллипсоидных до нитевидных; они бесцветные или коричневые.

К порядку ритисмовые относятся как паразиты высших растений, так и сапротрофы на ветвях деревьев и кустарников и на растительном опаде.

Широко распространенный представитель порядка ритисмовые — *Rhytisma acerinum*, вызывающий черную пятнистость листьев различных видов клена. На листьях летом образуются черные блестящие пятна, представляющие склероциальные стромы гриба (рис. 258, *А*). При сильном поражении листья преждевременно опадают. Развитие апотециев начинается в строме после опадения листьев, и к весне в каждой из них появляется большое число радиально расположенных линейных, часто слегка извитых апотециев, вскрывающихся щелью (рис. 258, *Б*). Аскоспоры у этого вида нитевидные, прямые или слегка изогнутые (рис. 258, *В*). Они заражают молодые листья кленов в конце весны.

Большой вред лесному хозяйству приносят виды грибов из рода *Lophodermium*, прежде всего *L. pinastri*, вызывающий в лесных питомниках массовую гибель сеянцев сосны. Гриб поражает хвою сосны, вызывая ее побурение и опадение. Летом на пожелтевшей зараженной хвое образуются продолговатые черные апотеции гриба, при созревании раскрывающиеся продольной щелью (рис. 258, *Г*, *Д*).

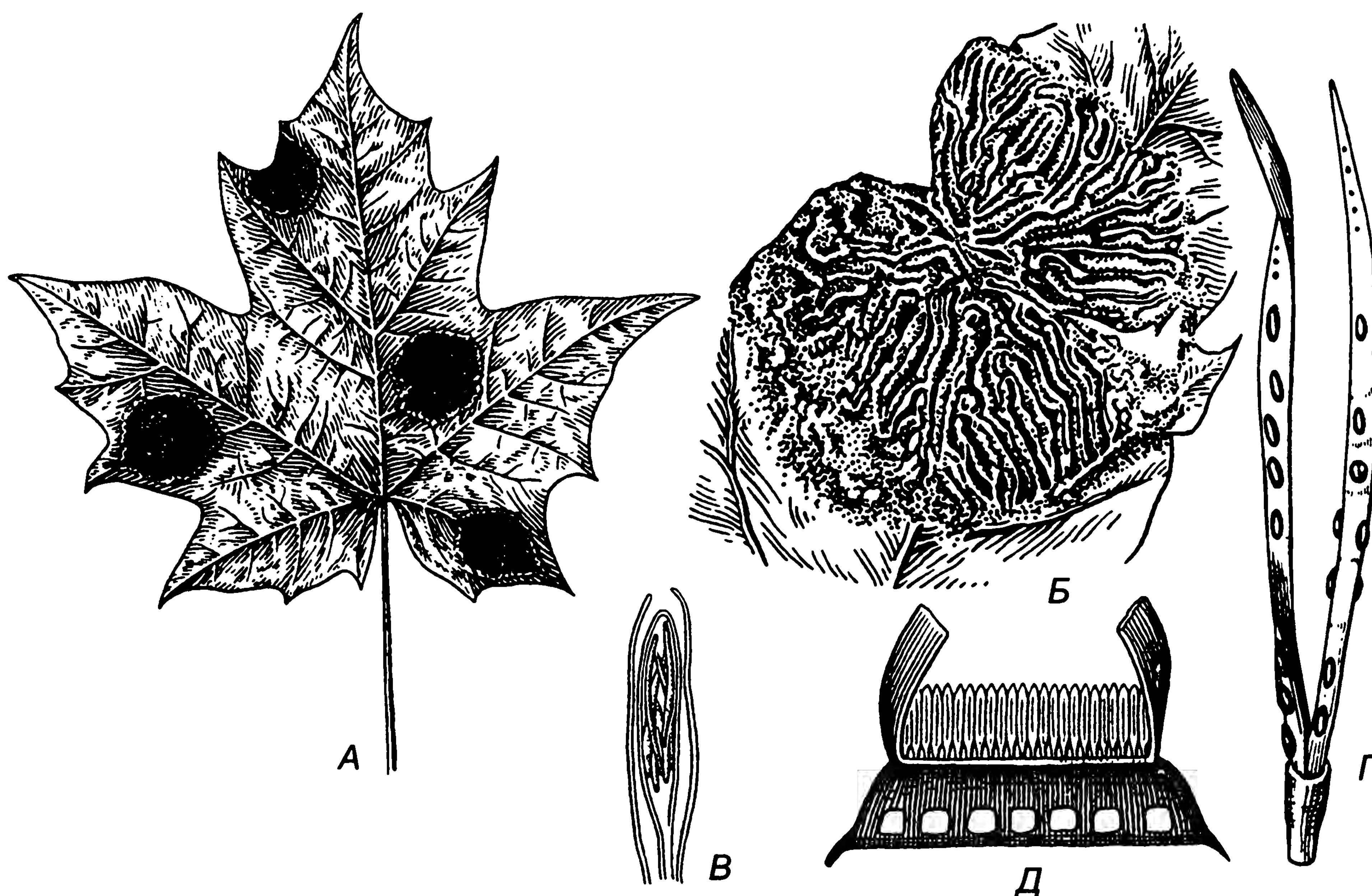



**Рис. 258.** *Rhytisma acerinum* (*А—В*) и *Lophodermium pinastri* (*Г—Д*).
*А* — пораженный лист клена; *Б* — апотеции в строме; *В* — сумка; *Г* — апотеции на хвое сосны; *Д* — разрез апотеция

Заражение хвои аскоспорами происходит в течение всего периода вегетации, но особенно сильно в конце лета и осенью, когда наблюдается массовое их созревание и выбрасывание. Болезнь, называемая лесоводами «шютте», особенно опасна для молодых сосен (до пятилетнего возраста), которые очень часто погибают.

## Класс пезизомицеты (Pezizomycetes)

Для пезизомицетов характерны оперкулятные сумки, открывающиеся на вершине крышечкой (см. рис. 254, *Б*). Их плодовые тела — апотеции типичного строения — от очень мелких, не превышающих 1 мм в диаметре, до крупных, размером до 10 см. Реже образуются гельвеллоидные и морхеллоидные апотеции, несущие гимений на лопастной или складчатой шляпке, расположенной на стерильной ножке (см. рис. 261). Такие апотеции достигают в высоту 10—12 см, а иногда и более. Наконец, у ряда представителей этого класса (например, из семейства трюфелевые — Tuberaceae) образуются замкнутые в зрелом состоянии подземные плодовые тела, обычно клубневидной формы (см. рис. 262).

Апотеции пезизомицетов имеют мясистую, реже студенистую или кожистую консистенцию. Их окраска разнообразна: от яркой, оранжевой или красной

у одних представителей класса до коричневой или черной — у других. Встречаются виды и со светлоокрашенными апотециями.

В гимении всегда присутствуют парафизы. Обычно по длине они равны сумкам, но у некоторых выступают за пределы гимения. Концы парафиз часто расширены и окрашены, у некоторых видов они ветвятся. Сумки у представителей семейства асkoболовые (Ascobolaceae) при созревании удлиняются и выступают над гимением (см. рис. 260).

У большинства пезизомицетов известны только телеоморфы, у некоторых представителей этого класса известны и анаморы, конидии которых образуются по типу ботриобластоспор (например, анаморфа *Chromelosporium* у *Peziza ostracoderma*.

Пезизомицеты, как правило, сапротрофы, лишь немногие могут паразитировать на ослабленных растениях (например, виды из рода *Pithya* — паразиты на хвойных; *Rhizina undulata*, поражающая обожженные корни хвойных на кострищах или местах лесных пожаров). Среди сапротрофных представителей этого класса есть гумусовые и подстилочные сапротрофы, многочисленные ксилотрофы. Среди них много также копротрофов и карбофилов. Для развития этой группы благоприятна повышенная влажность, поэтому многие из них развиваются весной или осенью.

Класс включает один порядок — пезизовые.

## ПОРЯДОК ПЕЗИЗОВЫЕ (PEZIZALES)

В современных системах аскомицетов порядок объединяет более десяти семейств.

Для рода *Peziza* характерны блюдцевидные или чашевидные апотеции размером 1—5 см (иногда более крупные), бурого или коричневого цвета, иногда светлоокрашенные, снаружи гладкие или мучнистые. Представители этого рода встречаются преимущественно в лесах на влажной почве или древесине. В этом роде есть также карбофилы. Весной и летом в лесах, особенно на старых кострищах, нередко можно встретить крупные фиолетово-коричневые апотеции *P. violacea*. Распространен также вид — *P. badia* (рис. 259, *А*). Он встречается с лета до осени на влажной почве в лесах, вдоль дорог, на опушках. Крупные каштаново-коричневые апотеции *P. badia* собраны большими группами.

У видов другого рода пезизовых — *Aleuria* (рис. 259, *Б*) — апотеции также типичной блюдцевидной формы, но имеют яркую оранжевую или красно-оранжевую окраску, обусловленную присутствием пигментов из группы каротиноидов. Крупные оранжевые апотеции *A. aurantia* достигают в размерах 5—6 см. Обычно они развиваются большими группами на сырой земле в смешанных и лиственных лесах, на влажных лугах, в садах, нередко у дорог, обычно на местах, хорошо освещенных солнцем. Этот вид встречается с начала лета до осени.

Хорошо изученная и интересная в экологическом отношении группа пезизовых — **семейство аскоболовые (Ascobolaceae)**. Для него характерны мелкие (за немногими исключениями) апотеции, обычно не более нескольких миллиметров

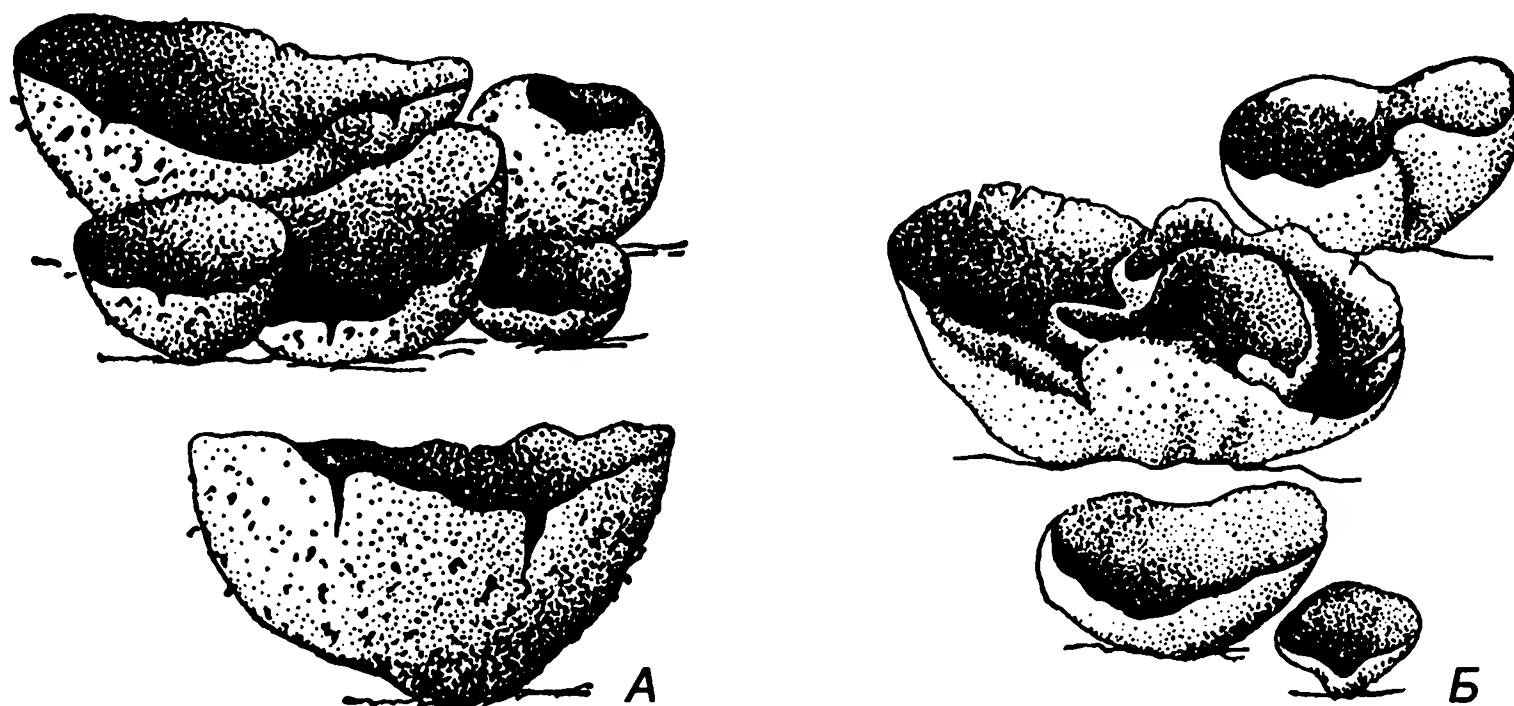



**Рис. 259.** Апотеции *Peziza badia* (*А*) и *Aleuria aurantia* (*Б*)

в диаметре, с хорошо развитым субгимением. Зрелые сумки у этой группы грибов удлиняются и выступают над поверхностью гимения (рис. 260). Аскоспоры бесцветные или окрашенные, часто пурпурные.

Асоболовые хорошо растут в культуре, образуя апотеции на питательных средах, поэтому их широко используют как объекты в генетических и биохимических исследованиях. Хорошо изучен цикл их развития.

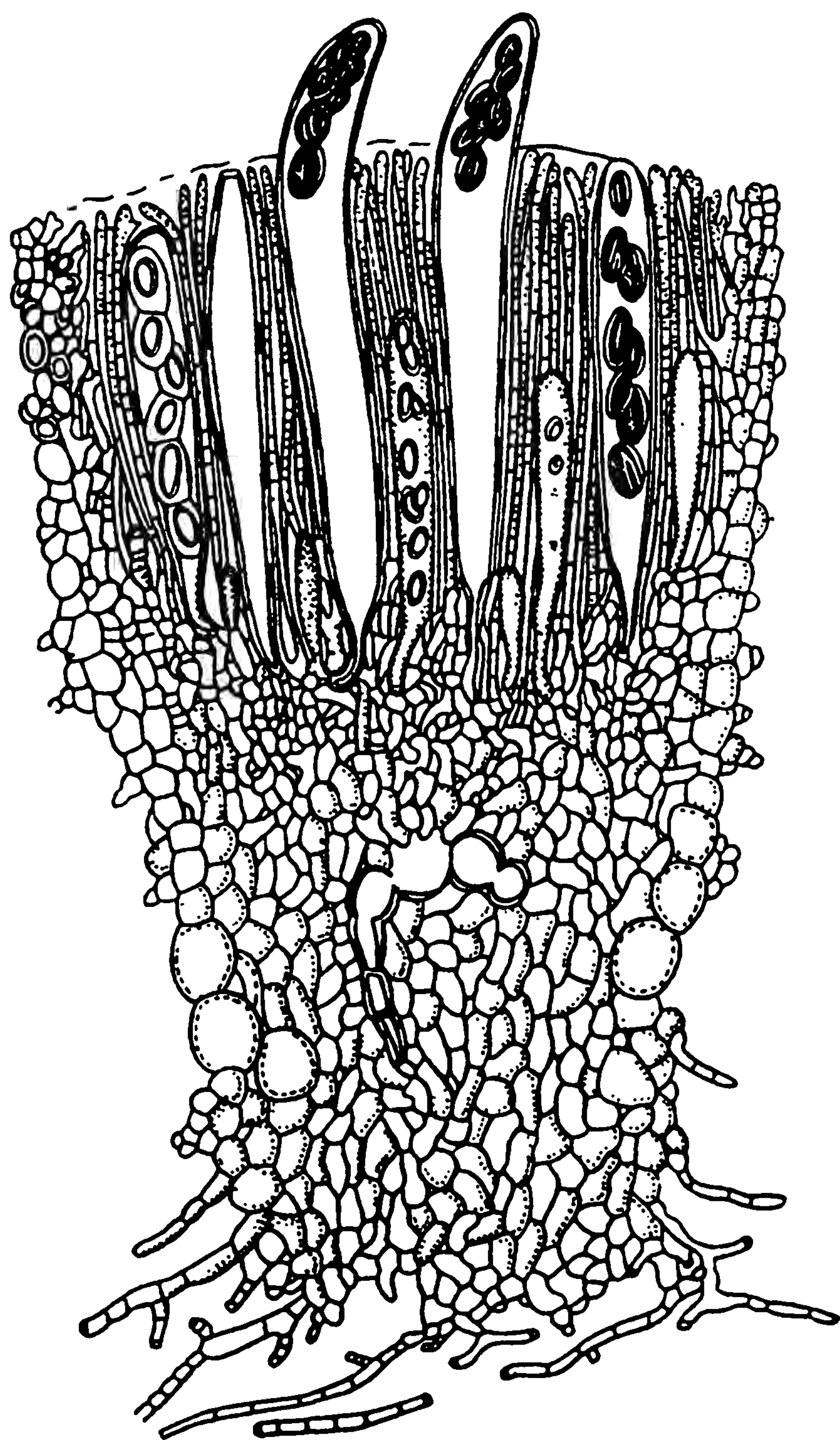


**Рис. 260.** *Ascobolus*: разрез апотеция

Половой процесс у представителей этого семейства может происходить по-разному даже у видов одного рода. Одна из его форм исследована у *A. magnificus* — вида с крупными, до 1,5 см в диаметре, апотециями. В культуре этого гриба через 4—6 дней после совместного посева штаммов разных половых знаков на гифах образуются короткие веточки. Одна из них расположена вертикально и функционирует как антеридий. Веточка на мицелии противоположного пола растет по направлению к антеридию, спирально закручиваясь вокруг него. Ядра из антеридия по трихогине переходят в аскогон, и из него развиваются дикариотические аскогенные гифы. Этот вид, как и многие другие асоболовые, гетероталличен. Аскогоны и антеридии образуются только при совместном росте мицелиев разного знака. При этом на каждом из них формируются гаметангии обоих типов, но они самостерильны.

У другого гетероталличного вида из этого же рода — *A. stercorarius* — происходит спермацизация. Аскогон имеет вид вздутой изогнутой ветви мицелия с короткой трихогиной. На мицелии противоположного знака образуются

цепочки артроспор, которые функционируют как спермации. Артроспоры могут переноситься мухами и клещами. Рост трихогины происходит хемотропически по направлению к спермациям, причем этот эффект наблюдается на расстоянии до 100 мкм между спермацием и кончиком трихогины. Если спермаций перемещать в поле микроскопа, то трихогина меняет направление своего роста.

Большинство представителей семейства асколоболовые — копротрофы. Они развиваются на экскрементах преимущественно травоядных животных, где и образуют апотеции. После освобождения из сумок их аскоспоры попадают на траву, которая поедается животными. Таким образом аскоспоры копротрофов попадают в пищеварительный тракт животных, где подвергаются действию повышенной температуры и гидролитических ферментов, а оттуда с экскрементами выводятся наружу. Сохранять жизнеспособность в таких условиях могут споры только немногих приспособленных к этому грибов, которые и составляют эколого-трофическую группу копротрофов.

Копротрофные грибы, как правило, имеют приспособления, повышающие вероятность попадания их спор на растения. Это достигается тремя основными путями, свойственными копротрофам из разных таксономических групп: активным выбрасыванием спор на такие расстояния, что они могут попасть на траву без участия ветра; фототропическими реакциями репродуктивных органов; образованием на спорах слизистой обвертки, при помощи которой они приклеиваются к траве.

У асколоболовых, как и у других копротрофных аскомицетов (например, сордариевых), можно наблюдать все эти адаптации, выраженные в разной мере у разных видов. У них обнаружена фототропическая реакция сумок, выбрасывающих аскоспоры в направлении источника света. Аскоспоры асколоболовых выбрасываются обычно на большое расстояние (до 25—60 см) и часто окружены слизью. Они хорошо переносят повышенные температуры, а кратковременное прогревание стимулирует их прорастание.

К пезизовым относится группа видов с нетипичными, так называемыми гельвеллоидными и морхеллоидными апотециями, состоящими из стерильной ножки и лопастной или складчатой шляпки с приросшим к ножке либо свободным краем (рис. 256). Эти виды объединены в **семейства гельвелловые (Helvellaceae)** и **морхелловые (Morchellaceae)**. К этим семействам принадлежат хорошо знакомые всем сморчки и строчки.

У видов рода сморчок — *Morchella* (рис. 261, *А*) апотеции крупные, не менее 5—10 см высотой, мясистые, четко разграничены на ножку и шляпку. Шляпка обычно правильных очертаний — яйцевидная, коническая, с сетью складок, как продольных, так и поперечных, часто косых. Складки образуют ячейки, выстланные гимением, а разделяющие ячейки ребра складок остаются стерильными. Края шляпки срастаются с ножкой, внутри апотеций полый.

В противоположность большинству крупных пезизовых, например видам *Peziza*, у сморчков при освобождении аскоспор не наблюдается «взрыва», когда сразу много сумок в гимении выстреливают аскоспоры. Выбрасывание аскоспор у них происходит постепенно и регулируется интенсивностью солнечной радиации.

Наиболее распространены два вида сморчков — *M. esculenta* и *M. conica*, апотеции которых обильно развиваются весной, в апреле—мае. У первого из них шляпка яйцевидная или яйцевидно-округлая, с округлыми ячейками, окраска ее от желто-бурой до бурой. Обычно он встречается в лесах на более или менее плодородной почве под лиственными деревьями. *M. conica* имеет удлиненно-коническую шляпку с ребристо-ячеистой поверхностью и вытянутыми правильными прямоугольными ячейками. Окраска шляпки желто-бурая, коричнево-черно-бурая, иногда она бывает серовато-черных тонов. Этот вид появляется в апреле на только что прогретой земле в смешанных и хвойных лесах, на опушках и полянах, часто на местах старых кострищ.

Оба вида сморчков образуют эктотрофную микоризу с различными деревьями. Все сморчки съедобны. Особенно ценно то, что они плодоносят весной, когда нет других съедобных грибов, относящихся к базидиомицетам.

Для рода строчок (*Gyromitra*) характерны крупные апотеции, состоящие из шляпки и ножки. Шляпка яйцевидная или бесформенная, с неупорядоченной складчатостью, бурая или темно-бурая, реже более светлая. Ножка толстая, часто бороздчатая, белая или светлоокрашенная. Виды этого рода — сапротрофы на почве, обильно образующие апотеции весной.

Наиболее распространенный вид этого рода — строчок обыкновенный (*G. esculenta*, рис. 261, *Б*), часто в массе развивается весной на почве в лесах, особенно сосновых. Этот гриб считают условно съедобным. При употреблении в пищу грибы рекомендуют прокипятить, а воду слить. Однако в апотециях строчков обнаружен токсин гиромитрин, удаляющийся из них только при высушивании. По характеру воздействия на организм человека гиромитрин напоминает токсин бледной поганки (*Amanita phalloides*), хотя отличается от него по структуре. Во многих странах Западной и Центральной Европы строчки считаются смертельно ядовитыми грибами. Содержание токсина в строчках, по-видимому, зависит от условий их развития или биохимического варианта вида. Гиромитрин найден также у грибов из рода лопастник — *Helvella*, в апотециях сморчков этот токсин не обнаружен.

Среди пезизовых есть большая группа грибов, образующих подземные плодовые тела, в зрелом состоянии замкнутые. Ранее такие виды объединяли в отдельный порядок — трюфелевые (Tuberales). В современной системе аскомицетов они включены в порядок пезизовые, где входят в состав нескольких семейств, в том числе в **семейство трюфелевые (Tuberaceae)**. Плодовые тела (апотеции) трюфелевых имеют клубневидную форму, их размеры варьируют от 1 до 10 см, реже более крупные. Перидий плодового тела плотный, кожистый, его поверхность гладкая или покрыта бородавками разных размеров, иногда растрескивающаяся. Мясистая внутренняя ткань плодового тела на разрезе имеет мраморный рисунок из чередующихся светлых и темных полос (рис. 262, *А*). Их называют соответственно внутренними и наружными венами. Сумки трюфелевых располагаются в плодовых телах в виде гимениального слоя на внутренних венах или гнездообразно. Освобождение аскоспор всегда происходит пассивно, после разрушения плодового тела или поедания его животным.

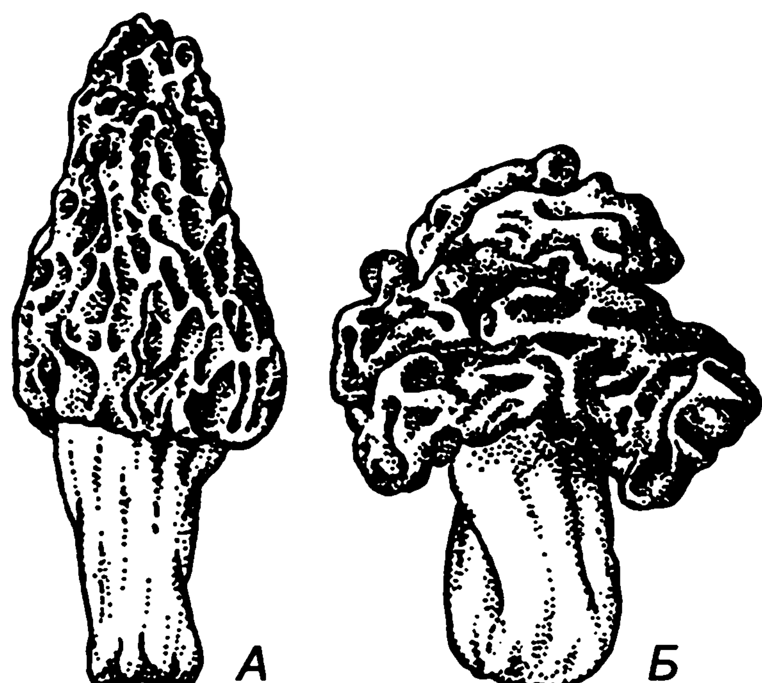



**Рис. 261.** Апотеции *Morchella* (*А*) и *Gyromitra* (*Б*)

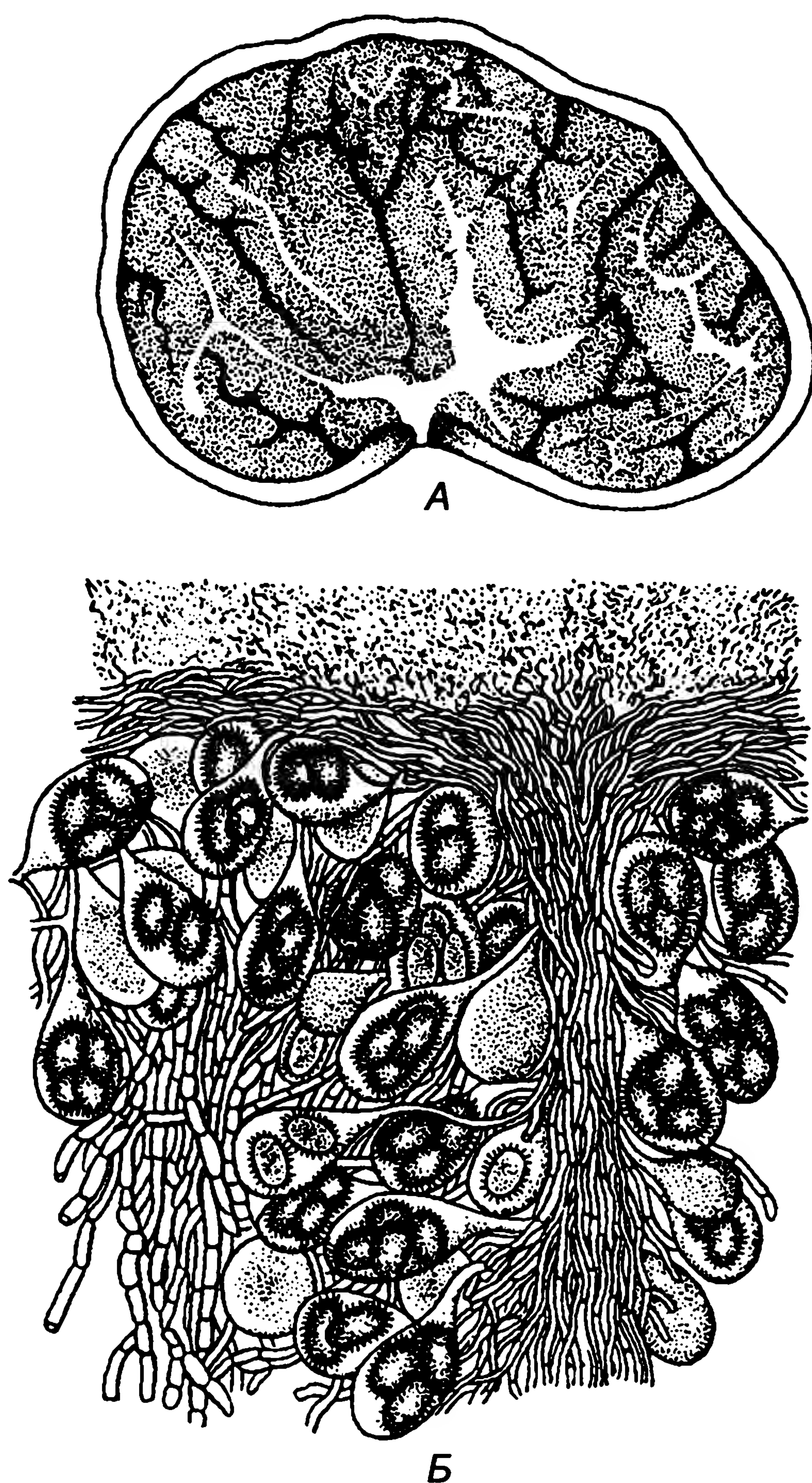



**Рис. 262.** Трюфели.
*А* — разрез плодового тела; *Б* — то же при увеличении

Изучение развития плодовых тел трюфелевых показало, что они закладываются в виде блюдцевидных образований, на вогнутой складчатой поверхности которых формируются зачатки гимения в виде слоя парафиз. При дальнейшем развитии такое плодовое тело, находясь в почве, не может расти вширь, на поверхности его гимения образуются многочисленные складки, а затем края смыкаются. Складки превращаются во внутренние вены, а щели между ними — в наружные вены. Последние заполняются рыхлой тканью из переплетающихся парафиз. У основания парафиз позднее образуются сумки, содержащие от одной до 8 аскоспор с разнообразной орнаментацией (рис. 262, *Б*). Таким образом, онтогенез замкнутых плодовых тел трюфелевых указывает на их близость к пезизовым.

Трюфелевые — обязательные микоризообразователи. Наиболее ценный представитель этой группы — черный французский трюфель (*Tuber melanosporum*), формирующий микоризу с дубом, буком и грабом. Его плодовые тела имеют красновато-черную или буровато-черную окраску, их мякоть фиолетово-черная или буро-красная с черными и белыми жилками. Они обладают стойким, сильным ароматом и пользуются наибольшим спросом. Этот вид распространен в Южной Франции, Швейцарии и Северной Италии.

Другой вид этого рода — летний трюфель (*T. aestivum*) образует довольно крупные плодовые тела, покрытые бородавками черновато-бурого цвета. Мякоть плодового тела желтовато-белая, с многочисленными беловатыми или буроватыми

плотными жилками. Этот вид образует микоризу с грабом, буком, дубом, а также с другими деревьями, предпочитая, как и *T. melanosporum*, известковые почвы. Он распространен на юге Западной Европы, в Центральной Европе и на Черноморском побережье Кавказа. Гриб съедобен, но по качеству значительно уступает черному трюфелю.

В центральных областях европейской части России встречается белый трюфель (*Choiromyces meandriformis*). Его плодовые тела имеют неправильно-округлую форму и волокнистую желтоватую поверхность. Мякоть белая, с возрастом желтовато-бурая. Этот вид образует микоризу с березой, осиной, орешником и некоторыми другими деревьями. Гриб съедобен, но невысокого качества.

## Класс эризифомицеты (Erysiphomycetes)

Класс включает порядок мучнисторосяные, или эризифовые.

### ПОРЯДОК МУЧНИСТОРОСЯНЫЕ (ERYSIPHALES)

Порядок объединяет аскомицеты, образующие клейстотеции, в которых сумки расположены пучком или слоем. У некоторых представителей порядка в клейстотеции образуется одна сумка. Сумки унитуникатные, освобождение аскоспор происходит активно. Представители этого порядка — облигатные паразиты высших растений, вызывающие у них заболевания, известные под общим названием «мучнистая роса». В культуре на искусственных питательных средах эти грибы пока не получены.

Белый, позднее темнеющий мицелий мучнисторосяных грибов распространяется обычно по поверхности пораженных органов растений. На нем образуются специальные структуры — апрессории, от которых отходят гаустории, проникающие в клетки эпидермиса растения-хозяина. У некоторых представителей этого порядка (род *Phyllactinia*) гаустории могут внедряться в клетки мезофилла листа. У грибов из рода *Leveillula* (левейюла), распространенных в засушливых районах, мицелий развивается внутри тканей растения и частично выходит через устьица на его поверхность. Образование мицелия внутри тканей растения — приспособление гриба к обитанию в условиях низкой влажности и сильной инсоляции.

На мицелии мучнисторосяных грибов через несколько дней после заражения растения развивается анаморфная стадия — *Oidium*. Это прямые неразветвленные конидиеносцы с цепочками конидий (рис. 263, *А*). У некоторых представителей этого порядка на конидиеносцах образуются одиночные конидии (например, у видов рода *Leveillula*). В это время пораженные органы растения покрыты мучнистым налетом конидий — отсюда название заболевания «мучнистая роса». Конидии распространяются воздушными течениями и заражают новые растения. Мучнисторосяные грибы — ксерофилы. Их конидии могут развиваться и прорастать в сухую погоду при относительной влажности воздуха до 60%.

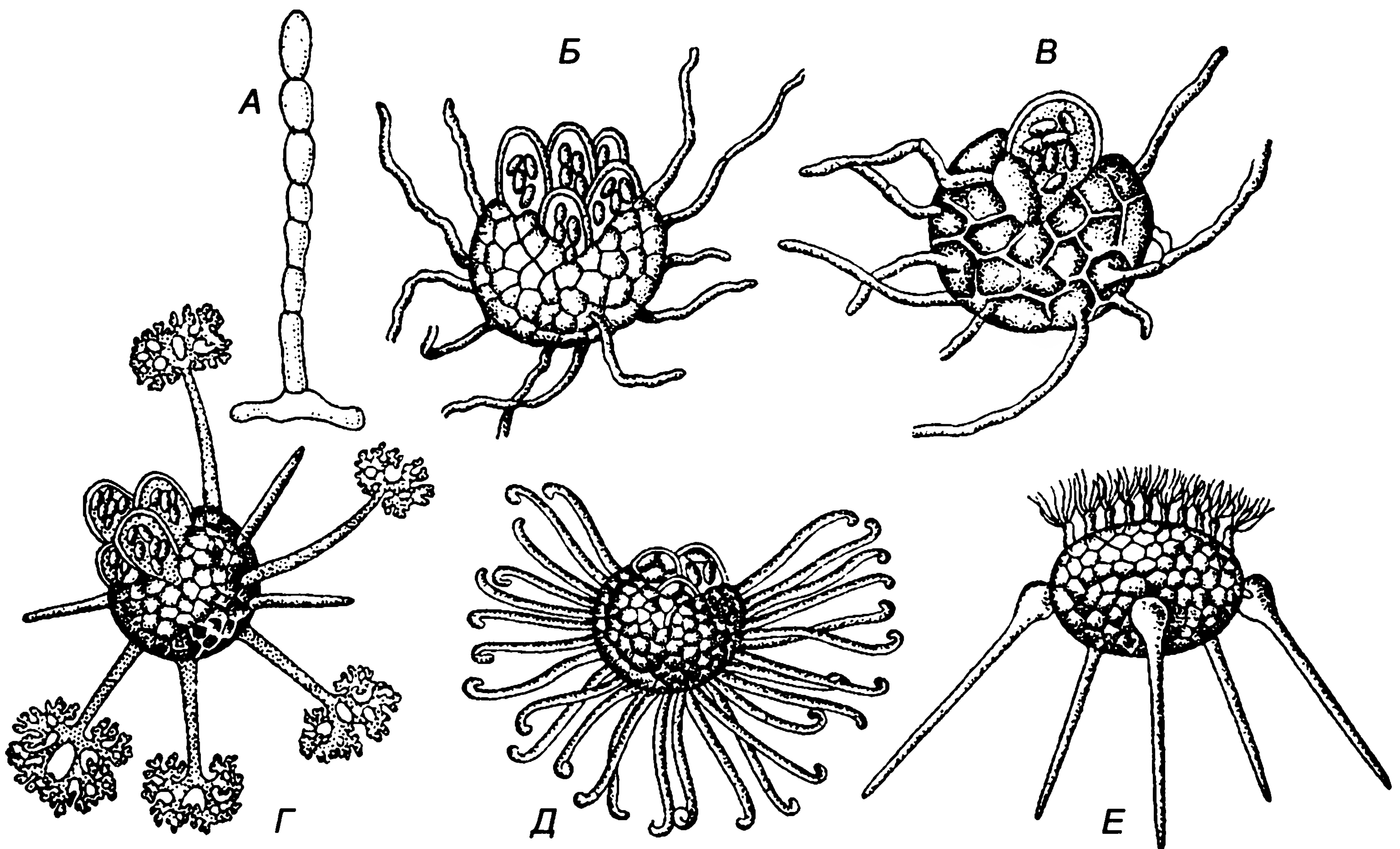



**Рис. 263.** Порядок Erysiphales:
*А* — конидиеносец; *Б—Е* — клейстотеции: *Б* — *Erysiphe*, *В* — *Sphaerotheca*, *Г* — *Microsphaera*, *Д* — *Uncinula*, *Е* — *Phyllactinia*

Телеоморфа развивается у мучнисторосяных в конце периода вегетации. На мицелии гриба образуются аскогоны (без трихогины) и антеридии. Содержимое антеридия переходит в аскогон, который делится после этого на ряд клеток, одна из которых содержит дикарион. Эта клетка непосредственно трансформируется в сумку (у мучнисторосяных, образующих только одну сумку в клейстотеции), или из нее развиваются аскогенные гифы, а на них — сумки. Одновременно формируется перидий клейстотеция. Наружный и внутренний слои перидия различаются морфологически и функционально. Наружный слой, защитный, состоит из толстостенных гиф, внутренний, выполняющий питательную функцию, — из тонкостенных, быстро лизирующихся гиф. Из наружных слоев перидия развиваются придатки, или аппендиксы, различного строения (рис. 263, *Б—Е*). Их форма, а также число сумок в клейстотеции, — характерные признаки родов мучнисторосяных.

Развитие клейстотециев и сумок — длительный процесс. Сумки созревают только осенью, а у многих мучнисторосяных — к весне. Зимующей стадией являются клейстотеции, однако у некоторых грибов из этого порядка мицелий может сохраняться в зимующих частях растений. В регионах с теплым и мягким климатом клейстотеции часто совсем не образуются, и развитие происходит только в анаморфной стадии. Аскоспоры освобождаются из сумок активно. Сумки с созревшими аскоспорами набухают и разрывают перидий клейстотеция. Дальнейшее увеличение тургорного давления в сумках вызывает разрыв их стенки, и аскоспоры разбрасываются во всех направлениях.

Мучнисторосяные паразитируют на растениях из разных семейств цветковых растений, однако большинство из них (около 90%) развивается на двудольных.

Среди относительно немногочисленных паразитов на однодольных наибольшее значение имеет возбудитель мучнистой росы злаков *Blumeria graminis*. Этот вид распадается на несколько специализированных форм, поражающих отдельные виды или группы близких видов, в частности пшеницу, рожь, ячмень и другие злаки. Клейстотеции *B. graminis* содержат несколько сумок и имеют придатки, напоминающие вегетативные гифы (рис. 263, *Б*).

Такие же придатки характерны и для другого рода мучнисторосяных — *Sphaerotheca*, однако у его представителей в клейстотеции образуется только одна сумка (рис. 263, *В*).

Один из наиболее распространенных видов этого рода — *S. mors uvae*, возбудитель американской мучнистой росы крыжовника. Этот вид происходит из Северной Америки, откуда он был завезен во многие страны. Он поражает ягоды, стебли и листья крыжовника, а также смородины. Ягоды покрываются войлочным налетом мицелия гриба, сначала светлым, а затем темнеющим, они не созревают и теряют товарную ценность. При сильном поражении кусты гибнут.

Для представителей рода *Microsphaera* характерны жесткие экваториальные придатки, дихотомически ветвящиеся на концах (рис. 263, *Г*). В клейстотециях образуется по нескольку сумок. Широко распространена *M. alphitoides* — возбудитель мучнистой росы дуба, сильно поражающая молодые побеги и поросль, часто вызывая их засыхание. На листьях и стеблях молодых побегов образуется характерный белый порошистый налет конидий, а к осени развиваются клейстотеции.

Мучнисторосяные грибы из рода *Uncinula* имеют слегка вдавленные снизу клейстотеции с многочисленными жесткими придатками, спирально закрученными на концах (рис. 263, *Д*). К этому роду относится возбудитель пепелицы винограда — *U. necator*, поражающий листья, ягоды и стебли винограда и приносящий в годы массовых вспышек болезни большие потери урожая. Как и у возбудителя мучнистой росы крыжовника, родина этого гриба — Северная Америка, откуда он был завезен в Европу в середине XIX в.

Наиболее сложно построены придатки у клейстотециев грибов из рода *Phyllactinia*. Они двух типов: на вершине клейстотеция — в виде тонких ветвистых гиф, выделяющих слизь, а по экватору — в виде шипов, расширенных у основания в виде луковицы. Стенка этой расширенной части снизу более тонкая, при высыхании сморщивается, в результате чего экваториальные придатки отгибаются вниз, приподнимая клейстотеций над поверхностью субстрата (рис. 263, *Е*). Он легко сдувается ветром и, попав на какой-либо субстрат, приклеивается к нему слизью, выделяемой придатками на вершине клейстотеция.

## Класс локулоаскомицеты (Loculoascomycetes)

Класс объединяет аскомицеты, у которых сумки образуются в аскостромах, развивающихся по асколокулярному типу. Сумки у этой группы грибов формируются в полостях ткани стромы — локулах, появляющихся в результате сдавливания и вытеснения ткани разрастающимися сумками, а также ее частичного

разрушения. В простейшем случае каждая сумка располагается в самостоятельной локуле и отделена от других участком интераскальной, или межсумочной, ткани. Однако чаще каждая локула содержит много сумок, а интераскальная ткань полностью разрушается. У некоторых локулоаскомицетов между сумками имеются стерильные нитевидные элементы — псевдопарафизы.

Аскострома может содержать одну или несколько локул.

Сумки у представителей класса обычно битуникатные, т.е. имеют двухслойную оболочку с жестким наружным и легко растягивающимся упругим внутренним слоями (см. рис. 235, *В*). У локулоаскомицетов наблюдается тенденция к образованию аскоспор с перегородками, иногда муральных.

Аскостромы локулоаскомицетов развиваются по четырем основным типам, которые учитываются при делении класса на порядки.

1. *Тип «эльсиное»*: в каждой локуле аскостромы только одна сумка.

2. *Тип «псевдосферия»*: аскострома содержит одну или несколько локул; сумки образуются поодиночке в ткани, составляющей центр стромы, и разделены участками интераскальной ткани, впоследствии разрушающейся.

3. *Тип «дотидея»*: аскостромы содержат одну или несколько локул; сумки развиваются компактной группой из базальной части локулы, в результате чего ткань центра полностью разрушается; настоящего хаматеция нет, но могут присутствовать остатки интераскальной ткани, напоминающие парафизы.

4. *Тип «плеоспора»*: аскострома содержит одну или несколько локул, в которых образуется масса вертикально расположенных гиф; сумки врастают в локулу от основания между этими гифами, в дальнейшем превращающимися в псевдопарафизы.

Аскостромы с многочисленными локулами, расположенными неупорядоченно, называют мириотециями, а внешне похожие на перитеции и содержащие одну локулу с многочисленными сумками — псевдотециями.

Класс локулоаскомицеты включает пять порядков. Основные из них следующие:

- порядок мириангиевые (Myriangiales) — аскостромы развиваются по типу «эльсиное»; аскостромы подушковидные, локулы в них расположены беспорядочно или в один ряд, и каждая локула содержит только одну сумку;
- порядок дотидейные (Dothideales) — аскостромы развиваются по типу «псевдосферия» либо «дотидея» и содержат одну или несколько локул;
- порядок плеоспоровые (Pleosporales) — аскостромы развиваются по типу «плеоспора» и содержат одну или несколько локул.

## ПОРЯДОК МИРИАНГИЕВЫЕ (MYRIANGIALES)

У представителей этого порядка аскостромы содержат большей частью беспорядочно разбросанные локулы, в каждой из которых образуется только одна сумка. Развитие происходит по типу «эльсиное».

Мириангиевые — небольшая группа, объединяющая преимущественно тропические и субтропические виды, паразитирующие на растениях, насекомых и грибах. Один из представителей этого порядка — род эльсиное (*Elsinoë*), виды

которого паразитируют на растениях. *E. veneta* — возбудитель антракноза малины — развивается на листьях и побегах, образуя на них характерные серые мелкие пятна с пурпурной каймой. Гриб развивается преимущественно в анаморфной стадии, которая служит для его размножения в период вегетации растения-хозяина. Аскостромы изредка формируются на некротических пятнах, а зимует гриб обычно в виде мицелия, на котором весной образуются конидии.

## ПОРЯДОК ДОТИДЕЙНЫЕ (DOTHIDEALES)

Аскостромы развиваются по типу «псевдосферия» либо «дотидея». В них образуется одна или несколько локул, в которых сумки располагаются обычно пучком или слоем.

В цикле развития дотидейных часто есть анаморфа. У некоторых из них наблюдается плеоморфизм — образование нескольких анаморф у одного вида.

Многие представители порядка обитают сапротрофно на растительных остатках — отмерших стеблях и листьях, ветвях и т.п. Среди них есть и паразиты растений, например многие виды обширного рода *Mycosphaerella*. Темноокрашенные аскостромы у этого рода — псевдотеции — внешне напоминают перитеции (рис. 264, *Б*). Они развиваются под эпидермисом на пораженных частях растения-хозяина и служат для перезимовки гриба. В цикле развития видов *Mycosphaerella* всегда есть анаморфные стадии. У них образуются также микроконидии, выполняющие функции спермациев. Сперматизация хорошо изучена у *M. tulipiferae* — паразита тюльпанного дерева. У этого вида спермации образуются в пикнидах и выходят из них в слизистых шнурах. В зачаточных аскостромах закладываются типичные аскогоны с трихогиной. Спермации переносятся на трихогину, и ядро одного из них переходит в аскогон. После дикариотизации из аскогона развиваются аскогенные гифы, а на них сумки, врастающие пучком от основания аскостромы в его центр. У некоторых видов рода *Mycosphaerella*

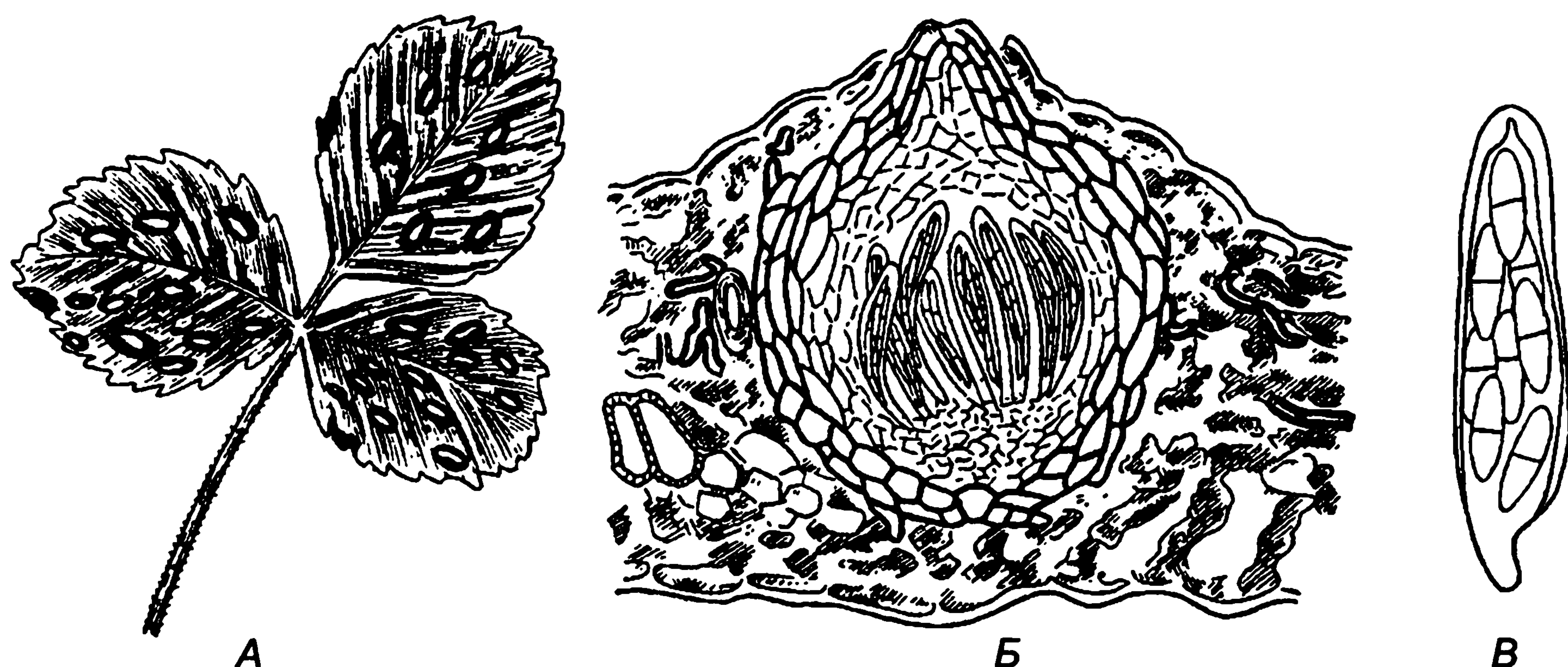



**Рис. 264.** *Mycosphaerella*.
*А* — лист земляники, пораженный *M. fragariae*, *Б* — псевдотеций, *В* — сумка с аскоспорами

аскогенные гифы не образуются, а сумки развиваются из массы аскогенных клеток, находящихся в основании локулы.

Многие представители рода *Mycosphaerella* вызывают болезни культурных растений, принося большой ущерб сельскому хозяйству. Среди них можно назвать *M. fragariae*, вызывающую белую пятнистость листьев земляники (рис. 264, *А*). На пораженных листьях появляются белые пятна, окруженные пурпурной каймой. Летом на них развивается анаморфа гриба — *Ramularia*. Образующиеся осенью псевдотеции зимуют.

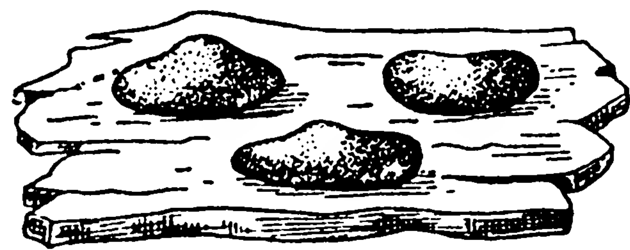
Другой вид этого рода — *M. lini*, вызывающая серьезное заболевание льна, так называемое «пасмо». На листьях пораженных растений возникают желтовато-зеленые, позднее буреющие пятна. Листья скручиваются и опадают. Гриб поражает также стебли растений, на которых образуются бурые кольцевые пятна. На живых растениях в период вегетации развиваются пикниды анаморфы возбудителя — *Septoria*. Инфекция сохраняется на растительных остатках и передается с семенами льна. Телеоморфа этого вида образуется редко и в России не обнаружена.

## ПОРЯДОК ПЛЕОСПОРОВЫЕ (PLEOSPORALES)

Аскостромы развиваются по типу «плеоспора». У многих представителей этого порядка они имеют форму псевдотециев, обычно шаровидные или слегка приплюснутые, черного цвета. У других образуются массивные аскостромы в виде плотных групп сросшихся псевдотециев (рис. 265). В локулах плеоспоровых длительно сохраняются псевдопарафизы. Аскоспоры с поперечными перегородками, иногда муральные (с поперечными и продольными перегородками).

К порядку плеоспоровые принадлежат многие широко распространенные сапротрофы на растительных остатках, например виды рода *Pleospora*, развивающиеся на отмерших частях травянистых растений (рис. 265, *А*), и виды рода *Cucurbitaria*, образующие аскостромы на отмерших ветвях деревьев и кустарников. Часто встречается *C. caraganae*, аскостромы которой развиваются под перидермой на ветвях караганы. Они имеют вид многочисленных темных псевдотециев, соединенных основаниями со стромой (рис. 265, *Б*). Виды указанных родов и другие сапротрофные плеоспоровые активно участвуют в минерализации растительных остатков. Среди плеоспоровых известны копротрофные грибы, например виды из рода *Sporormia*.

Большое значение имеют многочисленные плеоспоровые — паразиты растений. К этому порядку относятся такие важные роды, как *Venturia*, *Cochliobolus, Pyrenophora* и др.



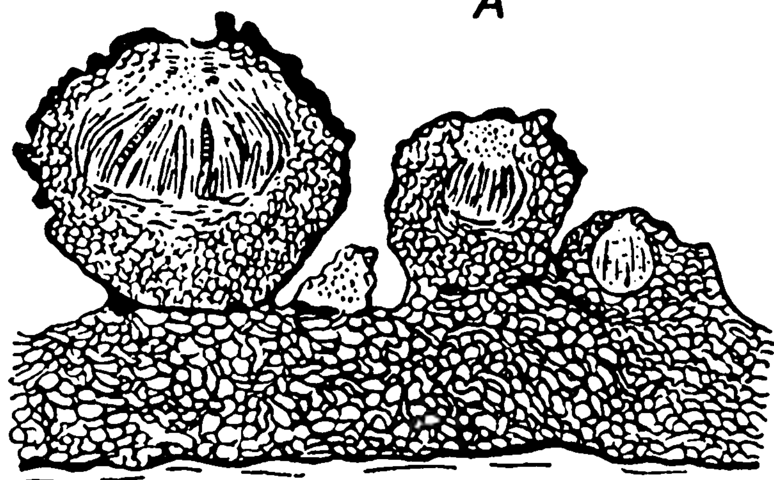




**Рис. 265.** Порядок Pleosporales: аскостромы *Pleospora* (*А* — внешний вид) и *Cucurbitaria* (*Б* — в разрезе)

К роду *Venturia* принадлежат широко распространенные возбудители парши яблони — *V. inaequalis* и парши груши — *V. pirina*. Они поражают листья, побеги и плоды растений-хозяев (рис. 266, *А*). На пораженных органах образуются бархатистые оливковые пятна конидиального спороношения гриба (рис. 266, *Б*). В течение лета образуется несколько генераций конидий, вызывающих массовое заражение растений. Псевдотеции (рис. 266, *В*) формируются на опавших листьях, аскоспоры в них созревают весной и вызывают первичное заражение растений. Поражение паршой снижает урожай и ухудшает качество плодов.

Широко распространены болезни растений, вызываемые грибами из рода *Cochliobolus*. Псевдотеции у видов этого рода коричневые или черные, развиваются одиночно или группами в стромах под эпидермисом растения-хозяина, при созревании их устья выступают из-под эпидермиса. В псевдотециях формируются цилиндрические или булавовидные сумки и псевдопарафизы. Аскоспоры нитевидные, с многочисленными поперечными перегородками. Телеоморфы

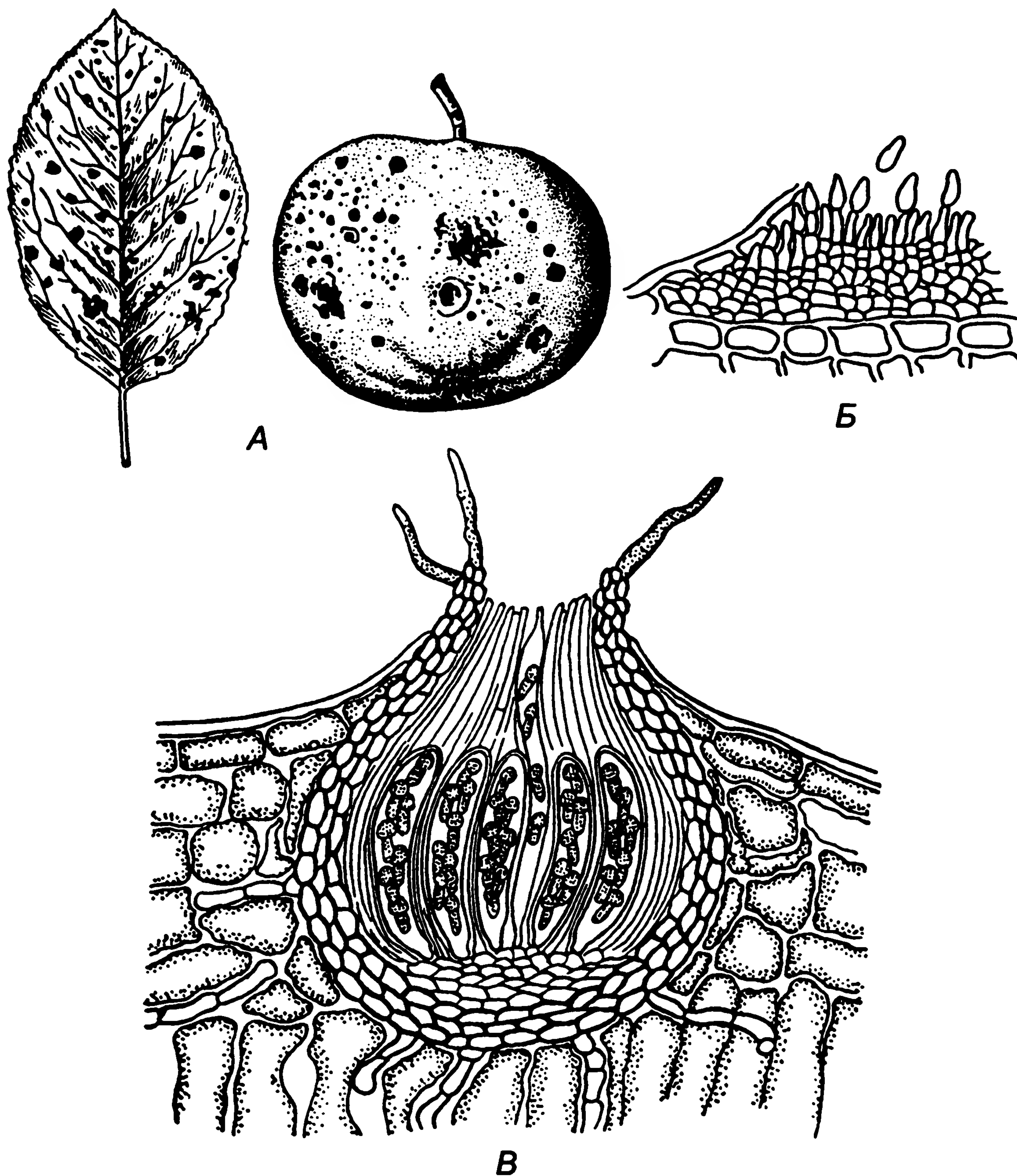



**Рис. 266.** *Venturia inaequalis.*

*А* — пораженные плод и лист яблони, *Б* — конидиальное спороношение гриба, *В* — псевдотеций (в разрезе)

редко встречаются в природе на растительных остатках и не играют значительной роли в распространении этих грибов. В цикле их развития большая роль принадлежит анаморфам, относящимся преимущественно к формальному роду *Bipolaris*, для которого характерны темноокрашенные пороконидии с несколькими поперечными перегородками.

Наиболее важные представители рода *Cochliobolus* — *C. sativus* и *C. heterostrophus*. *C. sativus* (анаморфа *Bipolaris sorokiniana*) вызывает корневые и стеблевые гнили, «черный зародыш» семян, темно-бурую пятнистость листьев и стеблей, хлоротичность и пустоколосость злаков и растений из многих других семейств. Вид широко распространен в разных зонах земледелия на всех континентах; в умеренной зоне часто вызывает корневые гнили растений. Он может развиваться как сапротроф на пожнивных остатках и в почве. *C. heterostrophus* (анаморфа — *Bipolaris maydis*) — опасный возбудитель «южной гнили» кукурузы, поражающий листья, стебли и початки растений и распространенный во всех районах возделывания этой культуры. Раса *T* этого гриба вызвала в 70-х годах прошлого века крупные эпифитотии в США, Африке, Азии и на юге Европы.

## Класс лябульбениомицеты (Laboulbeniomycetes)

К классу лябульбениомицеты принадлежат аскомицеты, таллом которых имеет немицелиальное, тканевое строение. Сумки с тонкими, быстро разрушающимися стенками образуются в перитециях. Имеются типичные аскогоны с трихогиной и антеридии, в которых формируются спермации. Половой процесс — сперматизация, после дикариотизации развиваются перитеции, содержащие сумки с быстро разрушающимися стенками. Освобождение аскоспор пассивное.

Все лябульбениомицеты — облигатные паразиты. Виды из порядка лябульбениевые (Laboulbeniales) паразитируют на членистоногих, преимущественно насекомых. Ранее к классу лябульбениомицеты относили также маленький порядок спатулоспоровые (Spathulosporales), представители которого паразитируют на талломах морских красных водорослей. Основаниями для этого служило сходство в тканевой немицелиальной структуре таллома и в половом процессе у этих групп. В последние годы по данным молекулярной филогенетики спатулоспоровые сближают с классом сордариомицеты, однако связи этого порядка с конкретными его группами остаются неясными.

Представители класса лябульбениомицеты и порядка спатулоспоровые интересны в плане происхождения аскомицетов. Именно эти группы рассматривают как исходные те микологи, которые выводят аскомицеты из красных водорослей (подробнее см. в разделе «Происхождение аскомицетов», с. 394).

### ПОРЯДОК ЛЯБУЛЬБЕНИЕВЫЕ (LABOULBENIALES)

К этому порядку относятся высокоспециализированные облигатные паразиты на наружных хитиновых покровах насекомых и клещей. Грибы этой группы не способны расти на искусственных питательных средах.

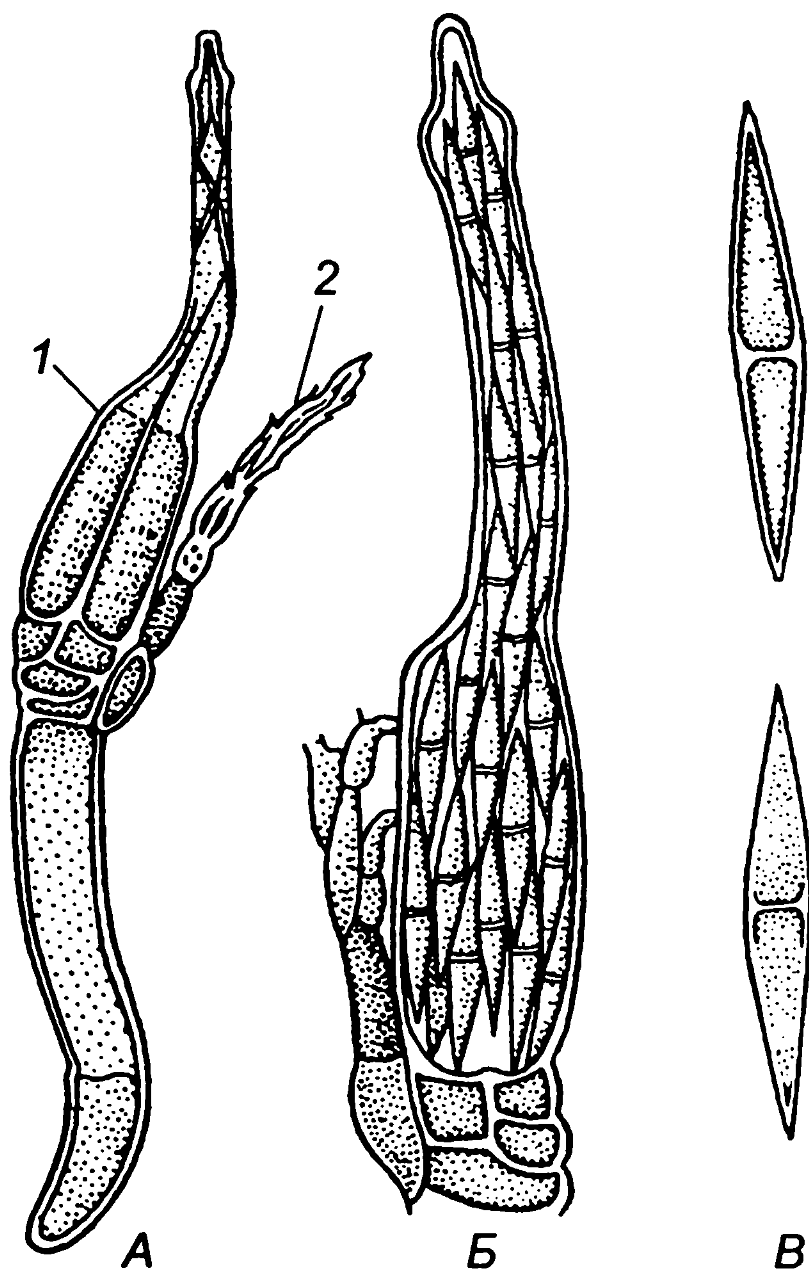



**Рис. 267.** Порядок Laboulbeniales.

*А* — таллом с перитецием (*1*) и антеридиями (*2*); *Б* — перитеций в разрезе; *В* — аскоспоры

Вегетативное тело лябульбениевых представляет рецептакул тканевого строения. На теле насекомого рецептакулы выглядят как щетинки размером не более 1 мм. Рецептакул имеет базальную клетку, которой прикрепляется к покровам насекомого, а также придатки, на которых развиваются антеридии (рис. 267, *А*). В антеридиях образуются мелкие неподвижные клетки — спермации. Женский половой орган лябульбениевых состоит из трех клеток — вытянутой трихогины, центральной трихофорной клетки и аскогона. Трихофорная клетка и аскогон окружены одним или двумя слоями клеток. Половой процесс у этой группы — сперматизация. После дикариотизации аскогон делится на три клетки. Двухъядерная центральная клетка образует четыре аскогенные клетки, из выростов которых развиваются сумки. Перитеции мелкие, содержат только сумки, парафизы и перифизы в них отсутствуют. Аскоспоры имеют веретеновидную или игольчатую форму и состоят из двух клеток (рис. 267, *В*).

Порядок объединяет около 2000 видов, распространенных во всех природных зонах земного шара, где встречаются их хозяева. Чаще всего представителей этой группы можно встретить на жесткокрылых (например, жужелицах) и двукрылых (например, на комнатной мухе). Для лябульбениевых характерна узкая специализация в отношении близких видов или родов насекомых, а также так называемая позиционная специфичность — прикрепление талломов гриба к строго определенным точкам наружного скелета насекомых. Причины такой специфичности не ясны; предполагают, что она может определяться поведением насекомых.

## Происхождение аскомицетов

Уже более 100 лет существуют две взаимоисключающие точки зрения на происхождение аскомицетов.

Согласно одной из них, предложенной Саксом в 1874 г., аскомицеты произошли от красных водорослей из класса Florideophyceae, а исходные группы этих грибов, наиболее близкие к красным водорослям, — порядки лябульбениевые, сордариевые и пезизовые. Вторая гипотеза была выдвинута А. де Бари и О. Брефельдом в 80-х годах XIX в. Она связывает аскомицеты с зигомицетами, а исходной для аскомицетов группой считает диподасковые (в современной системе — из подотдела сахаромицеты, или гемиаскомицеты).

Доводы в пользу первой гипотезы основаны на сходстве в строении половых органов и характере полового процесса у красных водорослей и некоторых групп аскомицетов. Это прежде всего сходство в строении карпогона красных водорослей и аскогона аскомицетов, имеющих трихогину, и оплодотворение при помощи спермациев — неподвижных клеток, эндогенно образующихся в антеридии. Другие доводы, например предположение о гомологии аскогенных гиф аскомицетов и ообластемных нитей красных водорослей, вызывали серьезные возражения. Наиболее уязвимое положение этой гипотезы — представление о том, что исходными для аскомицетов являлись такие высокоорганизованные формы, как лябульбениевые, сордариевые и пезизовые. В связи с этим все остальные более просто организованные аскомицеты можно рассматривать только как вторично упрощенные формы, а эволюцию огромной группы аскомицетов, включающей более 30 000 видов, считать идущей по пути морфологического упрощения. Более того, как переходная группа между красными водорослями и аскомицетами рассматриваются лябульбениевые — высокоспециализированные паразиты, т.е. в этом случае эволюция должна идти от более специализированных форм к менее специализированным.

Вторая гипотеза основана на сходстве полового процесса и мейоспорангиев у низших аскомицетов и зигомицетов. Гемиаскомицеты (виды рода *Dipodascus*) рассматриваются как переходная группа, объединяющая примитивные признаки зигомицетов с признаками, типичными для аскомицетов, например прорастание зиготы без периода покоя и образование аскоспор по способу свободного образования клеток. Поскольку в основу эволюционного ряда аскомицетов помещены примитивные диподасковые, вся группа аскомицетов может рассматриваться в виде постепенно усложняющихся рядов форм. Кроме того, согласно этой гипотезе исходными для аскомицетов являются сапротрофные формы, т.е. эволюция идет в направлении от менее специализированных форм к более специализированным.

Гипотеза А. де Бари и О. Брефельда получила широкое распространение среди микологов. Ее поддерживали Э. Гойман, Л.И. Курсанов, П. Эйм, Г.У. Мартин, Д.К. Зеров и многие другие.

В результате расширение биохимических исследований грибов в 60—70-х годах прошлого века были получены данные, послужившие основанием для пересмотра «зигомицетной» гипотезы происхождения аскомицетов. Было установлено, что, по некоторым биохимическим признакам, например по составу полисахаридов клеточной стенки хитин-глюканового типа, у аскомицетов существует значительно большее сходство с хитридиомицетами, чем с зигомицетами, клеточная стенка мицелия которых содержит хитин и хитозан. Поэтому Д.Б.О. Сейвил (Savile, 1955) и С. Бартники-Гарсия (Bartnicki-Garcia, 1970) высказали предположение, что предками аскомицетов являются хитридиомицеты, а зигомицеты представляют боковую уклоняющуюся ветвь эволюции. Д.Б.О. Сейвил выдвинул предположение о гипотетическом общем предке аскомицетов и базидиомицетов Prototaphrina, который должен был иметь дикариотическую фазу в цикле развития и паразитировать на папоротниках.

В то же время наблюдается возрождение «флоридейной» гипотезы Сакса. Одной из причин этого было открытие Я. Кольмейером новой группы морских аскомицетов — порядка спатулоспоровые (Spathulosporales), паразитирующих на красных водорослях и имеющих большое сходство с паразитическими представителями Florideophyceae. Эта группа и стала рассматриваться сторонниками «флоридейной» гипотезы как возможное связующее звено между красными водорослями и аскомицетами. Значительные биохимические отличия аскомицетов от красных водорослей, в том числе по составу клеточных стенок, и их сходство по этим признакам с хитридиомицетами В. Демулен считал связанными с биохимической конвергентной адаптацией аскомицетов и хитридиомицетов к гетеротрофному питанию.

В известной мере компромиссная гипотеза была высказана в 1975 г. М. Шадфо. Он предположил, что аскомицеты произошли не от красных водорослей, а от общего с ними предка и в дальнейшем прошли параллельную эволюцию. Наличие такого предка, по мнению М. Шадфо, с одной стороны, легко объясняет существование общих черт у красных водорослей и аскомицетов, с другой — позволяет представить эволюцию аскомицетов в виде усложняющихся рядов форм.

Многочисленные данные молекулярной филогенетики не поддержали «флоридейную» гипотезу. Согласно им, наиболее вероятной представляется гипотеза Д.Б.О. Сейвила о Prototaphrina как едином предке аскомицетов и базидиомицетов. Этот гипотетический предок по многим признакам близок к современным тафриновым, отнесенным на основании анализа нуклеотидных последовательностей нескольких генов к наиболее древней группе аскомицетов — архиаскомицетам, или тафриномицетам, являющейся исходной для всех аскомицетов. В соответствии со схемой М. Берби и Дж. Тейлора (см. рис. 232), представляющей время расхождения основных групп грибов по данным анализа накопленных в процессе эволюции замен нуклеотидов в гене 18S рРНК и соответствующей калибровки, расхождение аскомицетов и базидиомицетов произошло в позднем кембрии (около 500 млн лет назад), дивергенция архиаскомицетов и остальных групп приходится на силур или ранний девон (400—410 млн лет назад), а расхождение групп самих архиаскомицетов — на средний карбон—начало перми (от 320 до 280 млн лет назад) и по времени сравнимо с расхождением сахаромицетов и высших аскомицетов, а также крупных групп последних.

## ОТДЕЛ БАЗИДИОМИЦЕТЫ, ИЛИ БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ (BASIDIOMYCOTA)

Базидиомицеты, как и аскомицеты, — одна из крупнейших групп грибов, включающая около 30 000 видов, т.е. около 30% всех известных грибов. Основной отличительный признак базидиомицетов — образование мейоспор экзогенно, на ***базидиях*** различного строения (рис. 268).

Входящие в этот отдел грибы чрезвычайно разнообразны как по строению, так и по образу жизни. Он объединяет сапротрофные виды из разнообразных

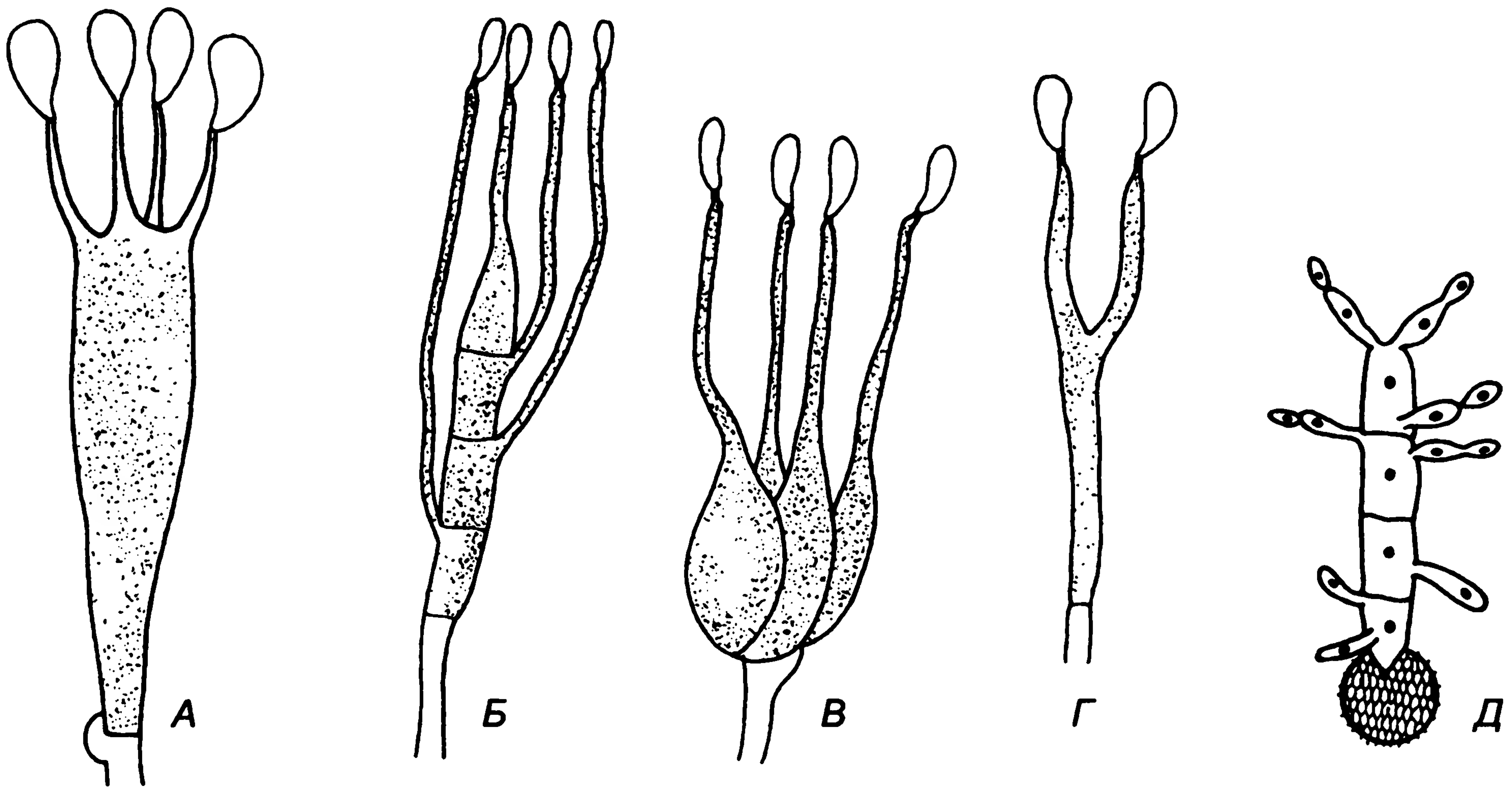



**Рис. 268.** Типы базидий.

*А*, *Г* — холобазидии; *Б*, *В* — фрагмобазидии; *А* — гомобазидия; *Б—Г* — гетеробазидии; *Д* — устоспора, проросшая базидией

эколого-трофических групп (ксилотрофы, подстилочные и гумусовые сапротрофы), большое число паразитов, преимущественно растений (например, головневые и ржавчинные грибы), реже — животных и грибов (например, некоторые тремелломицеты — Tremellomycetidae), а также симбиотрофов, к числу которых принадлежат грибы, образующие эктотрофные (многие представители гомобазидиомицетов — Homobasidiomycetidae, некоторые аурикуляриевые — Auriculariales), редко — эндотрофные микоризы (например, род *Ceratobasidium*). Лихенизированные базидиомицеты немногочисленны (см. раздел «Лишайники»).

Клеточные стенки базидиомицетов, как и аскомицетов, хитин-глюканового типа. Основные полисахариды, входящие в их состав, — хитин и глюканы с β-1—3- и β-1—6-связями. Однако содержание хитина у базидиомицетов выше, чем у аскомицетов. В дрожжеподобной фазе в клеточных стенках присутствуют маннаны. В отличие от аскомицетов, имеющих обычно двухслойную клеточную стенку, у базидиомицетов она всегда многослойна.

Базидиомицеты отличаются от аскомицетов по ряду биохимических признаков — образованию уреазы, сидерохромов (сидераминов), внеклеточных полисахаридов, составу нейтральных сахаров клеточной стенки, типу системы убихинонов, положительной реакции клеточной стенки с диазонием голубым и др. (Oberwinkler, 1978; Prillinger et al., 1990, 1991, и др.).

Таллом базидиомицетов представлен преимущественно хорошо развитым септированным мицелием, хотя есть и дрожжевые формы (так называемые базидиальные дрожжи из порядков споридиевые — Sporidiales и филобазидиевые — Filobasidiales), а в цикле развития некоторых групп (например, головневых грибов — порядок Ustilaginales) имеется дрожжевая фаза. Процесс почкования у базидиомицетов отличается от наблюдающегося у аскомицетов. Если у послед-

них материнская клетка и клетка-почка имеют обычно непрерывную стенку, у базидиомицетов происходит прорыв почки через клеточную стенку материнской клетки с образованием сложного слоистого рубца.

Строение септ у базидиомицетов разнообразно и существенно отличается от простых неслоистых септ аскомицетов, у центральной поры которых обычно присутствуют тельца Воронина (см. рис. 233). Можно выделить несколько типов септ, между которыми существуют переходные формы. Простая слоистая септа с центральной порой у базидиомицетов может утоньшаться к поре, например у ржавчинных грибов — Uredinales и близких к ним примитивных аурикуляриевых (рис. 269, *А*), или иметь равномерную толщину, например у головневых грибов из семейства Ustilaginaceae. У некоторых представителей порядка головневые (Ustilaginales), например у видов из родов *Tilletia*, *Entyloma* и др., септа утолщается к поре (рис. 269, *Б*). Такая септа с трубчатым расширением вокруг центральной поры называется ***долипоровой***. ***Парентесомы***, или ***поровые колпачки*** (мембранные структуры, происходящие из эндоплазматического ретикулюма и закрывающие пору у многих базидиомицетов), в этих случаях отсутствуют. Исключение составляют только представители порядка экзобазидиевые (Exobasidiales) и некоторые близкие к ним головневые, имеющие поровые колпачки у простых пор. Для большинства базидиомицетов характерны долипоровые септы с парентесомами, однако строение последних варьирует в разных группах. Так, в классе базидиомицеты (Basidiomycetes) у подкласса гомобазидиомицетов (Homobasidiomycetidae — афиллофороидные, агарикоидные и гастероидные базидиомицеты) парентесомы мультиперфорированные (рис. 269, *Д*), у подкласса гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae) — неперфорированные (рис. 269, *Г*), а у подкласса тремелломицеты (Tremellomycetidae) парентесомы распадаются на отдельные фрагменты (пузырьки) плюсковидной формы (рис. 269, *В*). Ультраструктура пор — эволюционно консервативный признак, широко используемый в современной систематике базидиомицетов.

В цикле развития базидиомицетов, в отличие от большинства аскомицетов (исключение — порядок тафриновые), преобладает дикариотическая фаза (рис. 270). Гаплоидный, или первичный мицелий (иногда называемый также гомокариотичным) обычно недолговечен. У некоторых групп базидиомицетов гаплоидная фаза дрожжеподобная (например, у многих головневых грибов). Дикариотичный, или вторичный, мицелий базидиомицетов развивается после первого этапа полового процесса — плазмогамии. В отличие от дикариотичных аскогенных гиф аскомицетов вторичный мицелий трофически самостоятелен. Он обычно существует продолжительное время, часто многолетний и занимает нередко большие пространства (например, у многих трутовых грибов, агарикоидных базидиомицетов).

На дикариотичном мицелии базидиомицетов нередко присутствуют ***пряжки*** — клетки, находящиеся у септ мицелия (рис. 271). Они обеспечивают параллельное расположение осей деления ядер дикариона вдоль клетки и образование дочерних дикариотичных клеток. При делении клетки образуется боковое выпячивание гифы (рис. 271, *А*). Одно ядро переходит в него и делится одновременно с оставшимся в клетке (рис. 271, *Б, Б'*), а вырост загибается и снова соединяется с клеткой, в которую переходит ядро из пряжки (рис. 271, *В*). Одновременно

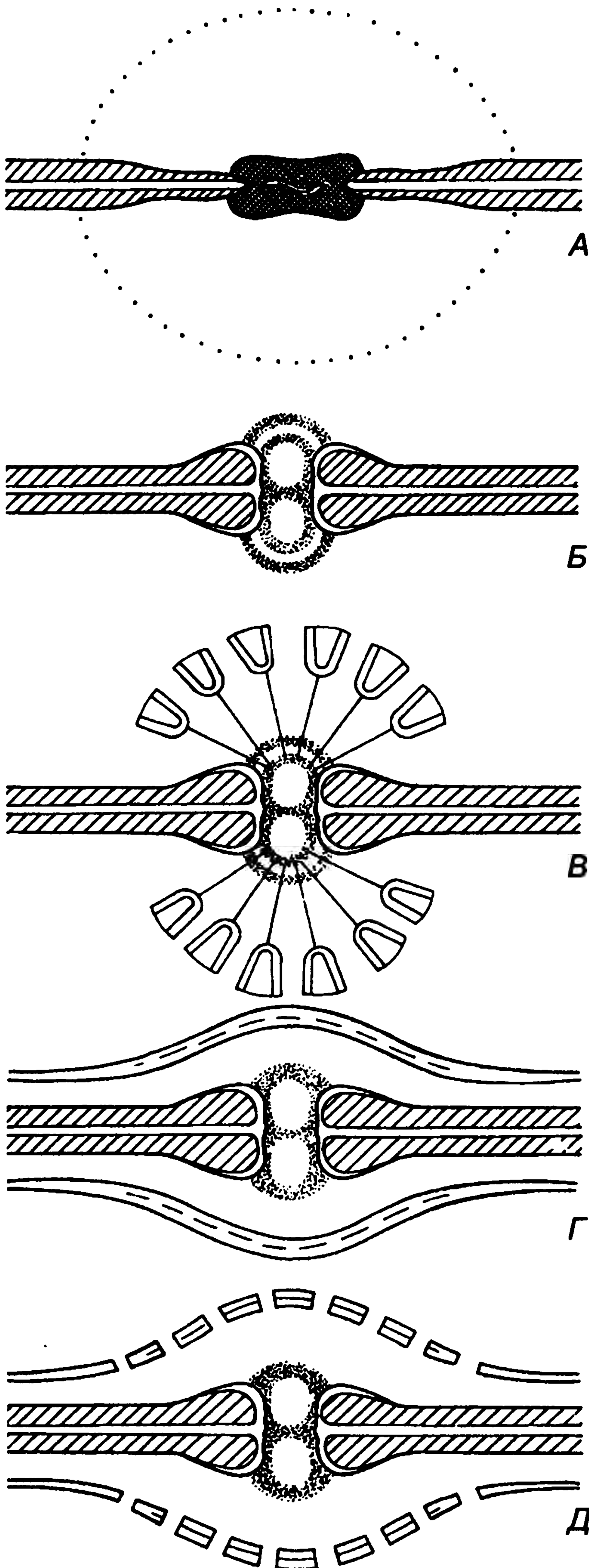



**Рис. 269.** Септы базидиомицетов.
*А* — Uredinales; *Б* — Ustilaginales; *В* — тремелломицеты; *Г* — гетеробазидиомицеты; *Д* — гомобазидиомицеты

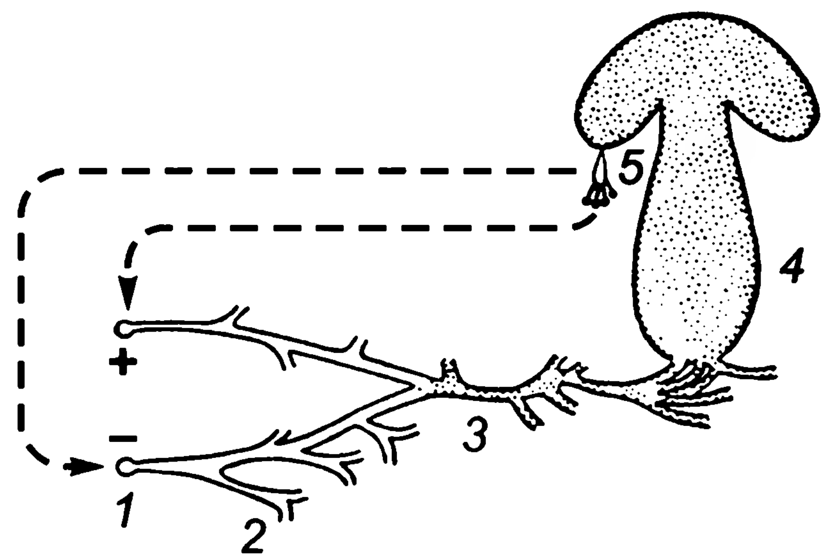



**Рис. 270.** Схема цикла развития базидиомицетов:
*1* — базидиоспоры; *2* — гаплоидный мицелий; *3* — дикариотичный мицелий; *4* — — плодовое тело; *5* — базидия с базидиоспорами

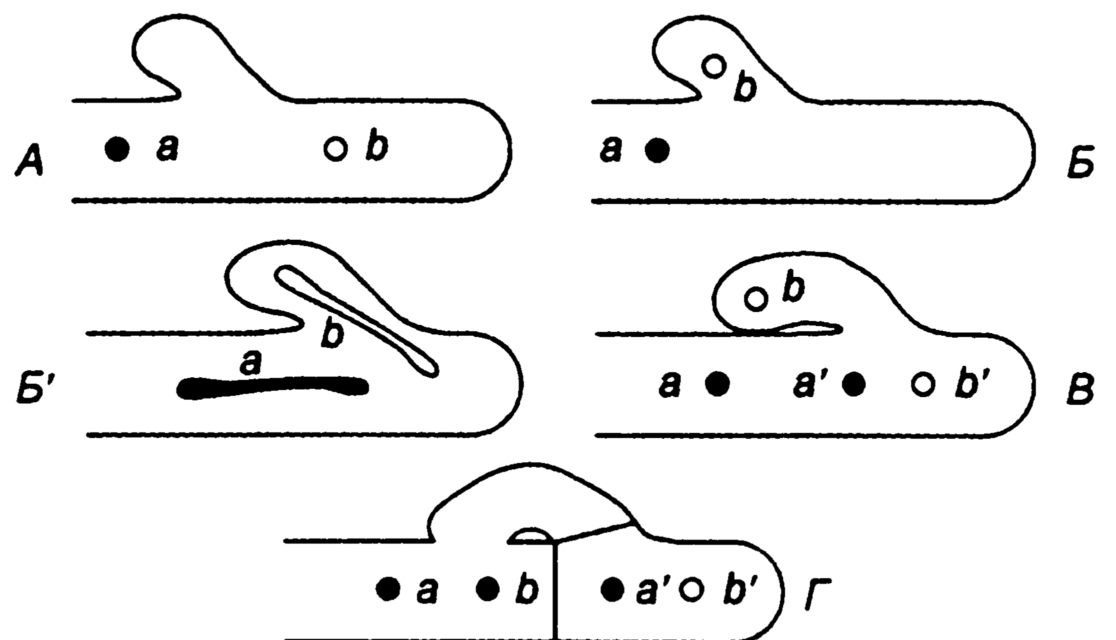



**Рис. 271.** Развитие пряжки (*А—Г* см. в тексте)

у пряжки формируется септа, разделяющая две дочерние двухъядерные клетки (рис. 271, *Г*).

Наличие или отсутствие пряжек на мицелии — стабильный признак для многих групп базидиомицетов разного ранга от порядка до вида. Так, пряжки всегда отсутствуют у представителей порядков ржавчинные (Uredinales), септобазидиальные (Septobasidiales), гименохетовые (Hymenochaetales), сыроежковые (Russulales). В то же время среди видов рода *Mycena* из семейства рядовковые (Tricholomataceae) пряжки есть только у части видов.

Дифференцированных половых органов у большинства базидиомицетов нет (исключение — ржавчинные грибы), и половой процесс большей частью соматогамия — слияние неспециализированных

вегетативных клеток. Дикариотизация мицелия может происходить несколькими путями. Наиболее распространенный из них — образование анастомозов между двумя совместимыми гаплоидными мицелиями (см. рис. 265, а также рис. 178). Этот способ обычен для многочисленных гомобазидиомицетов — агарикоидных, афиллофороидных и гастероидных. Анастомозировать могут также гаплоидный и дикариотичный мицелии. Возможен также перенос конидий на гаплоидный мицелий, наблюдающийся у некоторых агарикоидных базидиомицетов, например *Coprinus lagopus*. У головневых грибов (порядок Ustilaginales) происходит слияние базидиоспор (например, у видов рода *Tilletia*) или продуктов их почкования (например, у видов рода *Ustilago*).

Специализированные половые структуры образуются только у ржавчинных грибов (порядок *Uredinales*). На их гаплоидном мицелии на растении-хозяине формируются ***пикнии***, в которых образуются многочисленные одноклеточные мелкие споры — ***пикноспоры***, или ***спермации***. В пикниях присутствуют также воспринимающие гифы, выступающие из них на поверхность. Если спермаций попадает на воспринимающую гифу совместимого типа спаривания, образуется дикарион и развивается дикариотический мицелий.

У базидиомицетов наблюдаются оба типа генетического контроля полового процесса — гомоталлизм (как первичный, так и вторичный) и гетероталлизм. Однако гомоталличны лишь около 10% видов из этого отдела, а более 90% гетероталличны. В отличие от аскомицетов у базидиомицетов наблюдается эволюция системы генетического контроля несовместимости в направлении повышения вероятности успешных случайных спариваний и усиления роли рекомбинации. Наряду с биполярным, или однофакторным, гетероталлизмом, определяемым одним локусом спаривания с двумя аллелями, характерным для аскомицетов и известным среди базидиомицетов у представителей ржавчинных, некоторых головневых и других групп базидиомицетов, наблюдаются более сложные системы контроля гетероталлизма. Это — биполярный (однофакторный) многоаллельный гетероталлизм, контролируемый случайно распределенными в популяции многочисленными аллелями локуса спаривания (многие представители порядков аурикуляриевые — Auriculariales и тремелловые — Tremellales, а также гомобазидиомицетов), и тетраполярный (двухфакторный) многоаллельный гетероталлизм, определяемый двумя несцепленными генетическими факторами с большим числом аллелей в каждом (многочисленные гомобазидиомицеты — афиллофороидные, агарикоидные и гастероидные). Тип контроля полового процесса может варьировать в пределах той или иной группы: например, среди головневых грибов и гомобазидиомицетов есть гомоталличные, биполярно гетероталличные и тетраполярно гетероталличные виды.

Базидия представляет мейоспорангий, гомологичный сумке, и в их развитии много общего. В базидии завершается половой процесс: происходят кариогамия — слияние ядер дикариона и мейотическое деление образовавшегося диплоидного ядра. На базидии на стеригмах формируются обычно четыре базидиоспоры, в которые и переходят гаплоидные ядра из базидии.

Развитие базидии может происходить разными путями. У большинства гетеро- и гомобазидиомицетов наиболее распространено формирование базидий из тер-

минальных клеток дикариотических гиф с участием пряжек (рис. 272). Пряжки выполняют при образовании базидий ту же функцию, что и крючки у аскомицетов — восстанавливают дикарион в базальной клетке. У некоторых гомобазидиомицетов пряжки отсутствуют, и базидии образуются из терминальных клеток или боковых выростов дикариотических гиф. У базидиомицетов, образующих в цикле развития покоящиеся споры (например, телиоспоры у ржавчинных грибов, устоспоры у головневых грибов), базидия развивается из таких спор (см. рис. 268, *Д*).

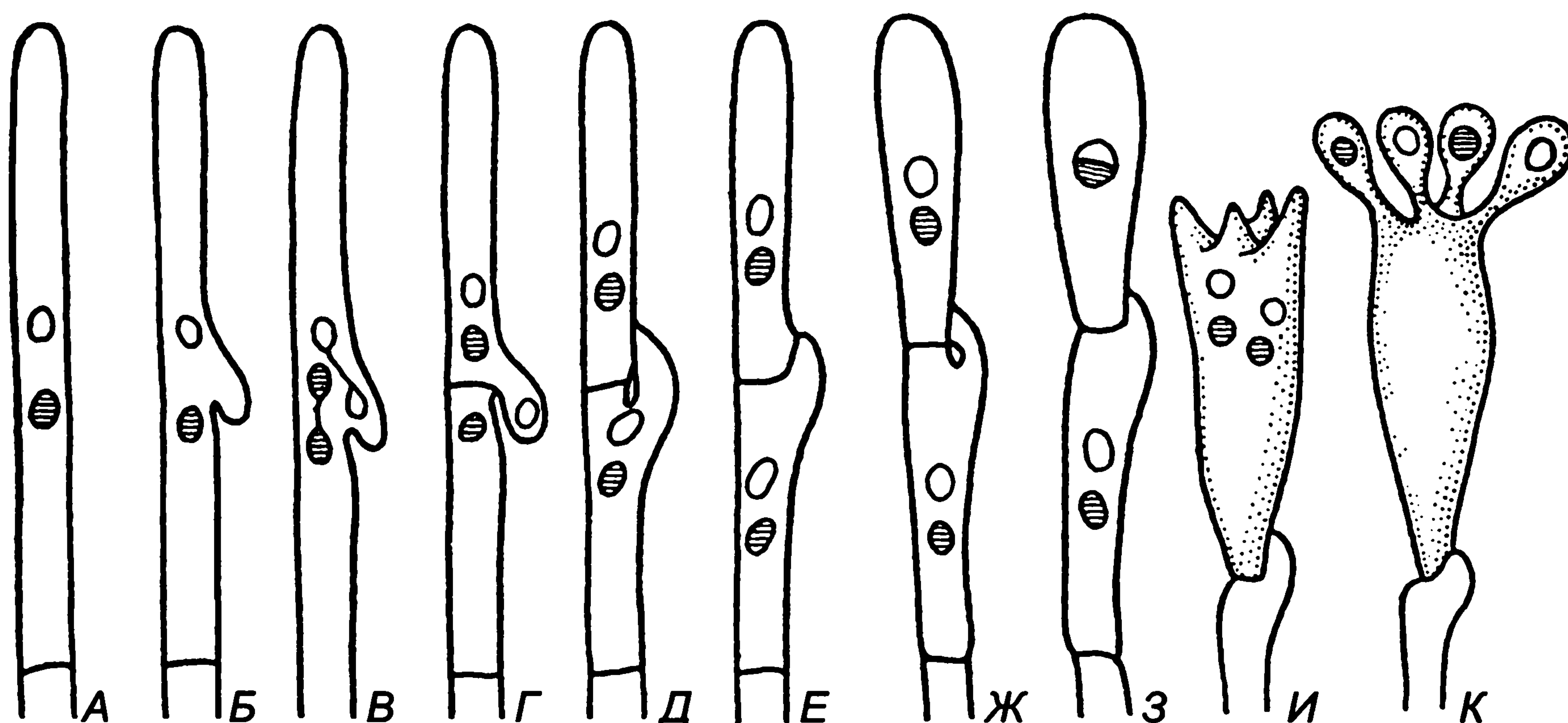



**Рис. 272.** Схема развития базидии

Тип базидий — важный таксономический критерий в отделе базидиомицеты. Типы выделяют на основе морфологии (холобазидия и фрагмобазидия) или развития базидий (гомобазидия и гетеробазидия).

***Холобазидия*** — одноклеточная базидия, не разделенная септами (см. рис. 268, *А*, *Г*). ***Фрагмобазидия*** разделена поперечными или вертикальными перегородками обычно на четыре клетки (см. рис. 268, *Б, В*).

***Гетеробазидия*** состоит из двух частей — гипобазидии и развивающейся из нее эпибазидии, с перегородками (см. рис. 268, *В, Б*) или без них (см. рис. 268, *Г*). ***Гомобазидия*** не разделяется на гипо- и эпибазидию и всегда является холобазидией (рис. 268, *А*).

Базидия — место кариогамии, мейоза и образования мейоспор — базидиоспор. Гомобазидия, как правило, функционально не разделена, и мейоз следует в ней за кариогамией. Однако базидия может быть разделена на ***пробазидию*** — место кариогамии и ***метабазидию*** — место мейоза. Пробазидия часто является покоящейся спорой, например у ржавчинных грибов. Она прорастает в этом случае метабазидией, в которой происходит мейоз и на которой формируются базидиоспоры.

На основании расположения веретена деления ядер по отношению к продольной оси базидии выделяют два типа холобазидий — ***хиастобазидии*** и ***стихобазидии***. В хиастобазидиях веретена деления ядер ориентированы перпендикулярно к продольной оси, а в стихобазидиях — параллельно продольной оси базидии.

Типичное число базидиоспор, формирующихся на одной базидии, — четыре, соответственно четырем гаплоидным ядрам, образующимся после мейоза в базидии. Однако наблюдаются многочисленные отклонения от типа. Так, в порядке дакримицетовые (Dacrymycetales), у некоторых представителей порядка цератобазидиевые (Ceratobasidiales) и у некоторых гомобазидиомицетов (например, у культивируемого шампиньона — *Agaricus bisporus*) на базидии образуются только две базидиоспоры. В других группах базидиомицетов на базидии образуется более четырех базидиоспор (6, 8 или больше). Это происходит в тех случаях, когда после мейоза в базидии происходят дополнительные митотические деления ядра и образуется более четырех гаплоидных ядер (например, головневые грибы из рода *Tilletia*). Гаплоидные ядра в базидии могут делиться и после разделения фрагмобазидии на клетки. У головневых грибов из семейства устилаговые (Ustilaginaceae) на промицелии образуются базидиоспоры, называемые здесь споридиями; их число не фиксировано вследствие деления ядер в промицелии и образования последовательных споридий.

Базидиоспоры обычно одноклеточные и могут быть разнообразной формы — шаровидные, эллипсоидные, удлиненные до цилиндрических, угловатые. Они не окрашены или пигментированы и имеют желтую, оранжевую, охряную, коричневую, розовую, фиолетово-коричневую или черную окраску. Окраска чаще всего хорошо видна только в массе базидиоспор — споровом порошке, хотя темная окраска обнаруживается и у единичных базидиоспор в препаратах под микроскопом. Поверхность базидиоспор бывает гладкой или разнообразно орнаментированной: точечной, шиповатой, бородавчатой, сетчатой и т.д.

У большинства базидиомицетов базидия участвует в активном освобождении (отбрасывании) базидиоспор. Такие базидиоспоры называют ***баллистоспорами***. Базидиоспоры обычно имеют характерную форму с рубчиком (хилумом) в месте прикрепления к стеригме. Перед отбрасыванием у рубчика базидиоспоры образуется капля, увеличивающаяся в размерах. По данным электронной микроскопии, эта капля окружена клеточной стенкой, представляющей продолжение стенки стеригмы (рис. 273). При быстром накоплении жидкости базидиоспора отрывается от стеригмы и отбрасывается на расстояние 0,1—0,2 см, достаточное для попадания в ток воздуха. Базидиоспоры многих головневых грибов, гастероидных гомобазидиомицетов и некоторых других групп освобождаются пассивно, т.е. являются статисмоспорами.

Расположение базидиоспор на базидии может быть различным. У большинства базидиомицетов, имеющих гомобазидию или гетеробазидию без перегородок или с вертикальными перегородками, базидиоспоры располагаются на стеригмах на ее вершине на одном уровне (акроспоровые базидии). Если же базидии имеют поперечные перегородки или образуются в замкнутых плодовых телах, базидиоспоры образуются сбоку

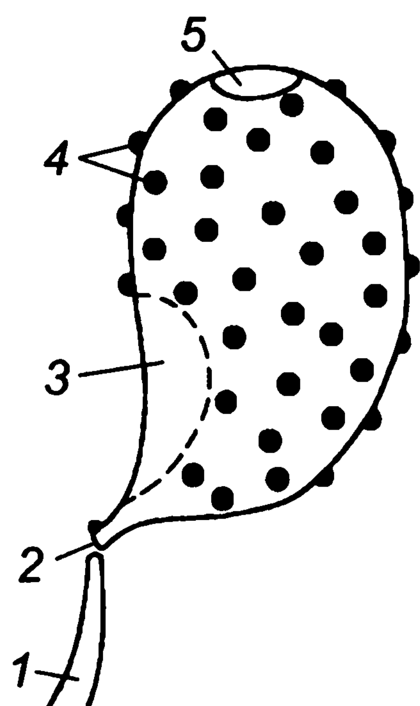



**Рис. 273.** Базидиоспора.

*1* — стеригма; *2* — хилум; *3* — место образования капли; *4* — орнаментация; *5* — ростковая пора

базидии на разных уровнях (плевроспоровые базидии). Базидиоспоры обычно формируются на стеригмах, но в некоторых группах часто встречаются сидячие базидиоспоры (например, у представителей порядка филобазидиевые — Filobasidiales, некоторых гастероидных гомобазидиомицетов).

Базидии образуются непосредственно на мицелии из толстостенных, часто покоящихся спор (например, в порядках головневые — Ustilaginales, ржавчинные — Uredinales, септобазидиевые — Septobasidiales и в некоторых других группах), а у большинства гетеробазидиомицетов, тремелломицетов и гомобазидиомицетов — на или в плодовых телах — ***базидиомах*** разного строения, состоящих из переплетения дикариотичных гиф. Это отличает их от аском аскомицетов, состоящих из гиф гаплоидного мицелия, в них дикариотичны только аскогенные гифы.

Прорастание базидиоспор происходит различными способами, обычно типичными для той или иной группы базидиомицетов. У большинства видов базидиоспоры прорастают длинной ростковой трубкой, формируя затем первичный мицелий. Такой способ прорастания называют прямым (рис. 274, *А*). В некоторых группах, однако, прорастание базидиоспор непрямое, или репетивное: при прорастании они образуют вторичные споры (рис. 274, *Б*). Наконец, у многих головневых грибов и базидиальных дрожжей базидиоспоры почкуются и гаплоидная фаза — дрожжеподобная.

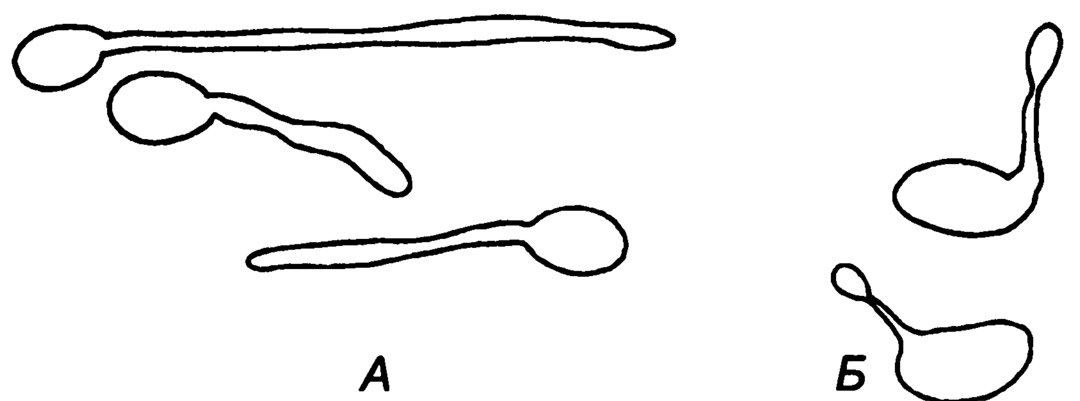



**Рис. 274.** Прорастание базидиоспор.
*А* — ростковой трубкой; *Б* — репетивное

Бесполое размножение известно у многих базидиомицетов, хотя и не получило такого широкого распространения и значения в цикле развития, как у аскомицетов. Основное направление эволюции у большинства базидиомицетов, в отличие от аскомицетов, — совершенствование полового размножения и систем контроля спаривания, поэтому у большинства представителей этого отдела анаморфы не достигли высокого уровня дифференциации. Так, у гомобазидиомицетов они представлены чаще всего артроконидиями, а иногда холобластическими конидиями. В цикле развития ржавчинных грибов образуются дикариотичные урединиоспоры, служащие для их расселения в течение периода вегетации. Как функционально, так и по морфогенезу они представляют конидии. Конидии известны также у многих представителей головневых грибов. Некоторые микологи считают анаморфной стадией — «бластоконидиями» — также почкующиеся споридии или базидиоспоры. У разных представителей базидиомицетов конидии могут развиваться как на гаплоидном, так и на дикариотическом мицелии, иногда на поверхности базидиом, что также отличает их от анаморф аскомицетов, всегда образующихся на гаплоидном мицелии.

Лишь немногочисленные базидиомицеты размножаются только или преимущественно бесполым путем. К ним принадлежат, например, некоторые базидиальные дрожжи, представители порядка цератобазидиевые (Ceratobasidiales), в частности анаморфный род *Rhizoctonia*, и др. Часто они более известны под названиями своих анаморфных стадий.

**Система базидиомицетов** претерпела коренные изменения в течение последних 20 лет. В ранних работах эту группу, принимаемую в ранге класса, подразделяли на подклассы по типу базидий. Соответственно этому существовали две очень близкие системы базидиомицетов: первая из них с подклассами гомобазидиомицеты (Homobasidiomycetidae) и гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae) (Patouillard, 1900), вторая с подклассами холобазидиомицеты (Holobasidiomycetidae) и фрагмобазидиомицеты (Phragmobasidiomycetidae) (например, Gäumann, 1964). В начале 70-х годов XX в. базидиомицеты были повышены в ранге до подотдела и соответственно подклассы — до классов. В систему группы был введен новый класс — телиомицеты (Teliomycetes), объединяющий грибы с базидиями, развивающимися из покоящихся спор (Talbot, 1971).

Основа современной системы базидиомицетов была заложена в 1983 г. Г. Крайзель (Kreisel, 1983) подразделил их на три класса: телиомицеты — Teliomycetes (порядок ржавчинные — Uredinales), устомицеты — Ustomycetes (порядок головневые — Ustilaginales и близкие к ним группы) и собственно базидиомицеты — Basidiomycetes (все остальные группы). При этом Г. Крайзель использовал комплекс признаков, включающий строение септы, присутствие пряжек на мицелии, наличие в цикле развития дрожжеподобных стадий, репетивное прорастание базидиоспор, тип полового процесса, образование базидиом.

В том же году была предложена система базидиомицетов, очень близкая к системе Г. Крайзеля и отличающаяся от нее названиями классов: урединиомицеты (Urediniomycetes, или Teliomycetes), устилагиномицеты (Ustilaginomycetes, или Ustomycetes), а также выделением вместо класса Basidiomycetes двух классов — гименомицеты (Hymenomycetes) и гастеромицеты (Gasteromycetes) (Hawksworth et al., 1983). Класс Hymenomycetes принят в этой системе в широком смысле и включает не только гомобазидиальные, но и гетеробазидиальные базидиомицеты.

С 90-х годов прошлого века в систематике базидиомицетов начали широко использовать молекулярные методы. Исследования нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК и ряда других генов у достаточно большой выборки видов показали существование трех монофилетичных групп базидиомицетов, в основном соответствующих классам системы Г. Крайзеля, однако отличающихся от них положением отдельных таксонов — базидиальных дрожжей (порядки споридиевые — Sporidiales и филобазидиевые — Filobasidiales), некоторых примитивных аурикуляриевых, порядка экзобазидиевые (Exobasidiales) и др. (Swann, Taylor, 1993, 1995). Эта система с некоторыми модификациями принята сейчас большинством микологов (Begerow et al., 1997; Petersen, 2001; Oberwinkler et al., 2001, и многие другие), она вошла и в два последних (8- и 9-е) издания Словаря грибов Дж. Эйнсворта и Г.Р. Бисби (Dictionary of the fungi; Hawksworth et al., 1995; Kirk et al., 2001).

На рис. 275 представлена принятая нами модифицированная система Э. Сванна и Дж. Тэйлора и гипотетические филогенетические связи ее групп на основе традиционных таксономических критериев (ультраструктура септ и др.), данных хемотаксономии (состав нейтральных сахаров клеточной стенки) и анализа нуклеотидных последовательностей генов 18S и 28S рРНК.

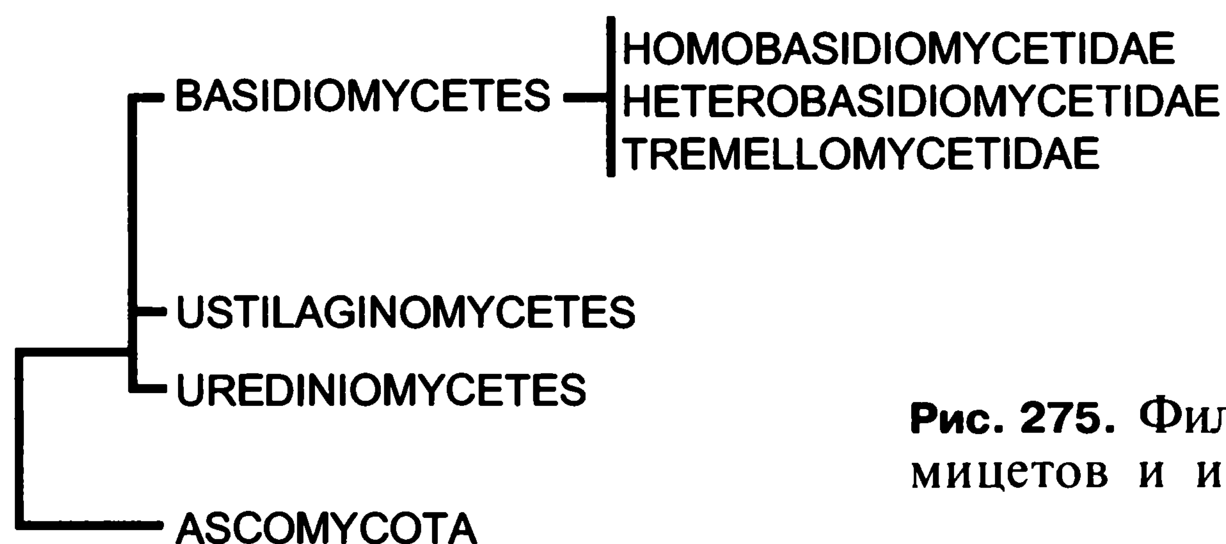



**Рис. 275.** Филогенетические связи базидиомицетов и их система (схема по Swann, Taylor, 1995)

Отдел Basidiomycota на основании комплекса признаков, включающего традиционные таксономические критерии (строение базидий, ультраструктура септ, тип прорастания базидиоспор и др.), хемотаксономические данные (состав нейтральных сахаров клеточной стенки) и анализ нуклеотидных последовательностей генов 18S 28S рРНК подразделяется на три класса.

**Класс урединиомицеты (Urediniomycetes, или Teliomycetes в системе Г. Крайзеля).**

К этому классу относятся базидиомицеты с простыми септами, утончающимися к центральной поре. Парентесомы отсутствуют. Полярные тельца веретена деления ядра дисковидные. В состав нейтральных сахаров клеточной стенки входит как основной компонент манноза, присутствуют также глюкоза, галактоза и фукоза. Паразиты растений, реже — насекомых, немногие из них сапротрофы.

**Класс устилагиномицеты (Ustilaginomycetes, или Ustomycetes в системе Г. Крайзеля).**

К этому классу относят базидиомицеты с простыми септами равномерной толщины или утолщенными к поре. В отличие от класса Basidiomycetes устилагиномицеты не имеют парентесом, однако, в отличие от класса Urediniomycetes, их поры часто прикрыты колпачками или дисками обычно мембранного происхождения. Форма полярных телец веретена деления у этой группы варьирует. В состав нейтральных сахаров клеточной стенки как основной компонент входит глюкоза, присутствуют также манноза и галактоза. Практически все представители класса — паразиты растений.

**Класс базидиомицеты (Basidiomycetes, или Hymenomycetes в системе Э. Сванна и Дж. Тэйлора).**

К этому классу относятся базидиомицеты с долипоровыми септами и парентесомами различной конфигурации. Полярные тельца веретена деления ядра глобулярные. Спектр нейтральных сахаров клеточной стенки включает глюкозу как основной компонент, а также маннозу и ксилозу. Последняя всегда отсутствует в клеточных стенках представителей двух других классов. Преимущественно сапротрофы и симбиотрофы, редко — паразиты растений, грибов; есть виды, патогенные для животных и человека.

## Класс урединиомицеты, или телиомицеты (Urediniomycetes, или Teliomycetes)

В современной системе к классу урединиомицеты относят большую группу грибов, образующих в мицелии простые септы, утончающиеся к центральной поре и очень похожие на септы аскомицетов (см. рис. 269, *А*). Парентесомы у них всегда отсутствуют. Однако, в отличие от септ аскомицетов, у урединиомицетов нет телец Воронина вблизи поры, которая часто бывает закрыта аморфной пробкой. Полярные тельца веретена деления ядра, как правило, дисковидные.

Базидии с поперечными перегородками часто развиваются из толстостенной, обычно покоящейся споры (***телиоспоры***), функционирующей как пробазидия. Плодовых тел у большинства видов нет. Они известны лишь у небольшой группы грибов с простыми порами, ранее относившейся к аурикуляриевым (Auriculariales). Пряжки на мицелии обычно отсутствуют, исключение составляет только порядок Sporidiales.

Основной компонент нейтральных сахаров клеточной стенки — манноза, присутствуют также глюкоза, галактоза и фукоза. По этому признаку урединиомицеты хорошо отличаются от двух других классов, в спектре сахаров которых преобладает глюкоза.

В класс урединиомицеты включают несколько порядков. Самый крупный и значимый из них — ржавчинные (*Uredinales*), объединяющий около 5000 видов из более чем 150 родов. Все представители этого порядка — облигатные паразиты растений. К относительно небольшому порядку септобазидиевые (*Septodasidiales*) относятся два рода с примерно 170 видами, умеренными паразитами на насекомых или их симбионтами.

В середине 90-х годов прошлого века на основании данных молекулярной филогенетики в класс был включен ряд групп, ранее относившихся к другим таксонам (Swann, Taylor, 1993, 1995; Begerow et al., 1997). Так, из класса устилагиномицеты сюда был перенесен порядок споридиевые (Sporidiales). Это базидиальные дрожжи, ***промицелий*** (***базидия***) которых развивается из толстостенных спор, функционирующих как пробазидия. Из того же класса в урединиомицеты были перенесены виды головневых грибов из рода *Microbotryum* и близких к ним родов, паразитирующие на двудольных. Их положение среди Ustilaginales давно вызывало сомнения у микологов. Наконец, из подкласса гетеробазидиомицеты сюда были перенесены некоторые аурикуляриоидные грибы, септы которых имеют простые поры без парентесом, очень похожие на септы Uredinales. По этому признаку они резко отличаются от остальных представителей порядка аурикуляриевые — Auriculariales, имеющих долипоровые септы с неперфорированными парентесомами. Анализ комплекса признаков (ультраструктуры септ, морфологии полярных телец веретена деления ядра, состава сахаров клеточной стенки) в значительной мере подтвердил целесообразность переноса этих групп грибов в класс урединиомицеты.

# ПОРЯДОК РЖАВЧИННЫЕ (UREDINALES)

Порядок ржавчинные включает около 5000 видов, относящихся, по разным данным, к 150—170 родам (Cummins, Hiratsuka, 1983, 1984). Все грибы из этого порядка паразитируют на растениях из многих семейств голосеменных и покрытосеменных, немногие из них известны на папоротниках. Они широко распространены во всех регионах земного шара и часто вызывают заболевания культурных растений, нанося большой ущерб сельскому хозяйству.

При поражении ржавчинными грибами на растениях образуются пустулы — пятна или полосы обычно буро-ржавого цвета. Отсюда происходит название вызываемых ими заболеваний — ржавчина, а вызывающие их грибы были названы ржавчинными.

Прорастая на растении, спора ржавчинного гриба образует ростковую трубку, проникающую в ткани растений обычно через устьица или непосредственно внедряясь через эпидермис. Мицелий ржавчинных грибов распространяется в тканях растений по межклетникам, а в клетки растений проникают гаустории.

В цикле развития ржавчинных грибов последовательно сменяется несколько различающихся по функциям, морфологии и характеру развития типов спороношений, т.е. у них наблюдается хорошо выраженный ***плеоморфизм***. Весь цикл развития ржавчинного гриба может происходить на одном растении — такие виды называют ***однохозяинными***. У многих ржавчинных грибов может наблюдаться смена хозяина в цикле развития — это ***разнохозяинные*** виды.

Типичный цикл развития разнохозяинных ржавчинных грибов удобно проследить на примере возбудителя стеблевой, или линейной, ржавчины — *Puccinia graminis*, паразитирующего на барбарисе и на многих хлебных, кормовых и дикорастущих злаках.

Развитие гриба начинается с прорастания телиоспор, перезимовавших на соломе, и образования базидий с базидиоспорами (рис. 276, *5*). Телиоспора ржавчинных грибов представляет пробазидию (по терминологии М.А. Донка (Donk, 1954) и П. Тэлбота (Talbot, 1973)). В ней перед образованием базидии происходит кариогамия. Образующаяся базидия представляет метабазидию, в ней совершается мейотическое деление ядра. У немногих родов ржавчинных грибов такого разделения нет. Так, у видов рода *Coleosporium* телиоспоры перед прорастанием без периода покоя делятся на четыре клетки, каждая из которых образует стеригму с базидиоспорой.

Базидии ржавчинных грибов — фрагмобазидии, разделенные поперечными перегородками на 4 клетки, каждая из которых образует базидиоспору, в которую переходит гаплоидное ядро. При созревании базидиоспоры отбрасываются на некоторое расстояние и затем распространяются воздушными течениями. Для дальнейшего развития они должны попасть на листья барбариса, где формируется весенняя фаза развития *P. graminis*. Как правило, базидиоспоры ржавчинных грибов прорастают ростковой трубкой, однако описаны случаи их репетивного прорастания — образования стеригмы со спорой. После проникновения ростковой трубки базидиоспоры в ткань листа сначала на листьях появляются

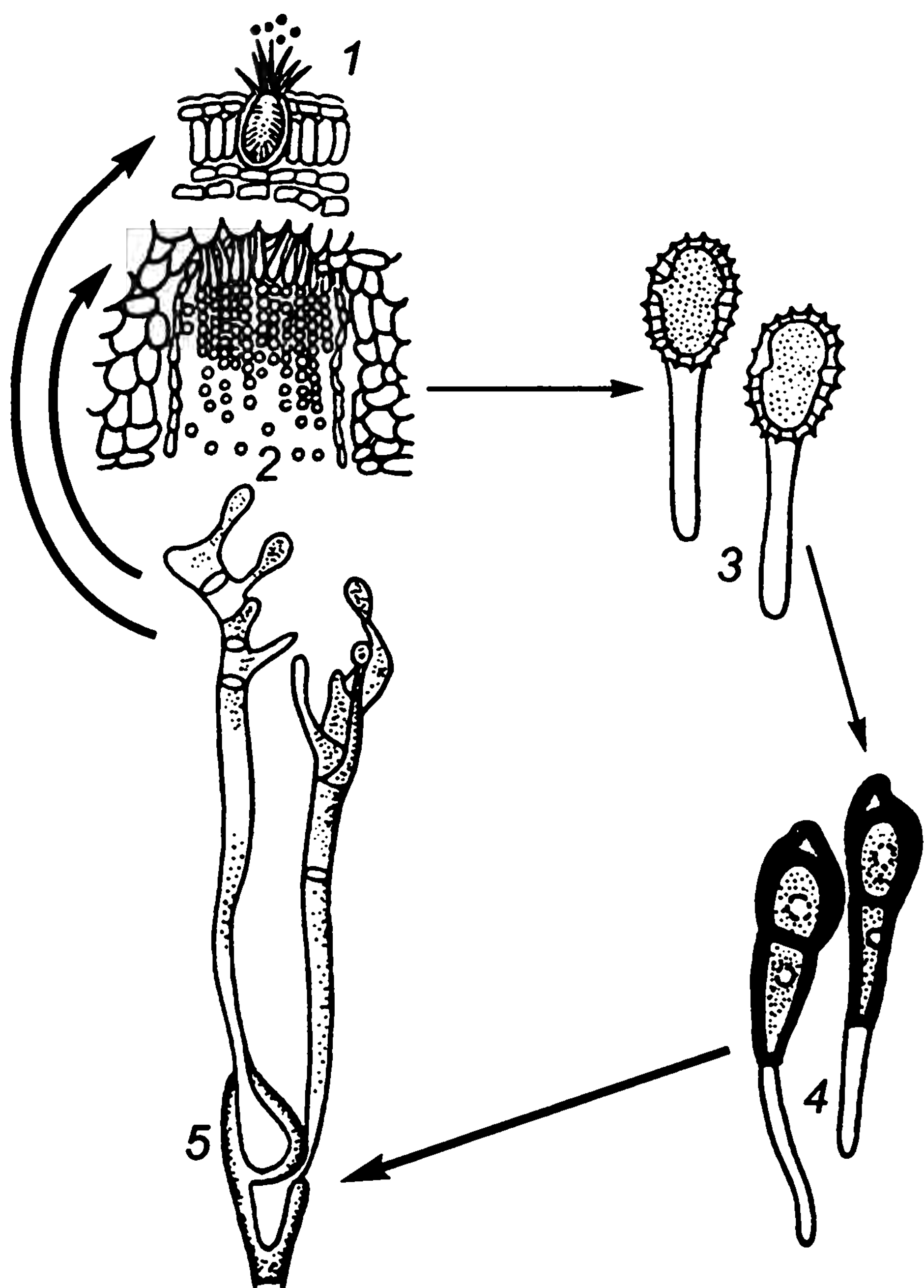



**Рис. 276.** Цикл развития *Puccinia graminis*.
*1* — пикний, *2* — эций на листе барбариса; *3* — урединии- и *4* — телиоспоры на стеблях злаков; *5* — прорастание телиоспоры базидией с базидиоспорами

оранжевые пятна, образованные гипертрофированной тканью листа, пронизанной по межклетникам мицелием гриба с гаусториями. Гифы этого мицелия состоят из одноядерных клеток с оранжевыми каплями масла и принадлежат к гаплоидной стадии развития гриба. На этом мицелии в тканях гриба закладываются два типа спороношений. На верхней стороне листа образуются клубочки гиф, превращающиеся в кувшиновидные пикнии, в которых образуются гаплоидные пикноспоры, выполняющие функции спермациев (рис. 276, *1*). При их созревании из отверстия пикния высовываются гифы, называемые воспринимающими, и выделяется сладковатая жидкость, привлекающая насекомых, переносящих спермации. Ржавчинные грибы гетероталличны, поэтому для дикариотизации мицелия необходим перенос спермациев одного типа спаривания на пикнии другого типа. Спермации переносятся насекомыми или распространяются каплями дождя. Если спермаций попадает на воспринимающую гифу или прорастает в пикнии совместимого типа спаривания, происходит дикариотизация. Спермации и воспринимающие гифы, образуемые в одном пикнии, обычно несовместимы. Таким образом, у ржавчинных грибов наблюдается половой процесс типа сперматизации у аскомицетов. Дикариотизация может происходить и другими путями, например слиянием эндофитных гиф двух пикниев при заражении листа базидиоспорами разных типов спаривания.

После дикариотизации на нижней стороне листа развивается следующий тип спороношения ржавчинных грибов — ***эции*** с ***эциоспорами***. Они закладываются еще на гаплоидном мицелии, но формируются после его дикариотизации. Эции *P. graminis* имеют вид чашечек, окруженных перидием, образующимся из срастающихся цепочек двухъядерных клеток. Цепочки развиваются из краевых базальных клеток эция. Из базальных двухъядерных клеток эция формируются цепочки эциоспор, или весенних спор. Оба ядра базальной клетки делятся одновременно, и ее верхняя часть отделяется в виде двухъядерной материнской клетки эциоспоры. Процесс повторяется многократно. Каждая материнская клетка эциоспоры делится, образуя две двухъядерные клетки неравного размера. У верхней, более крупной клетки образуется толстая стенка, и она превращается в эциоспору; нижняя тонкостенная клетка функционирует как промежуточная клетка и быстро разрушается (рис. 276, *2* и 277, *А*). Верхние эциоспоры цепочек

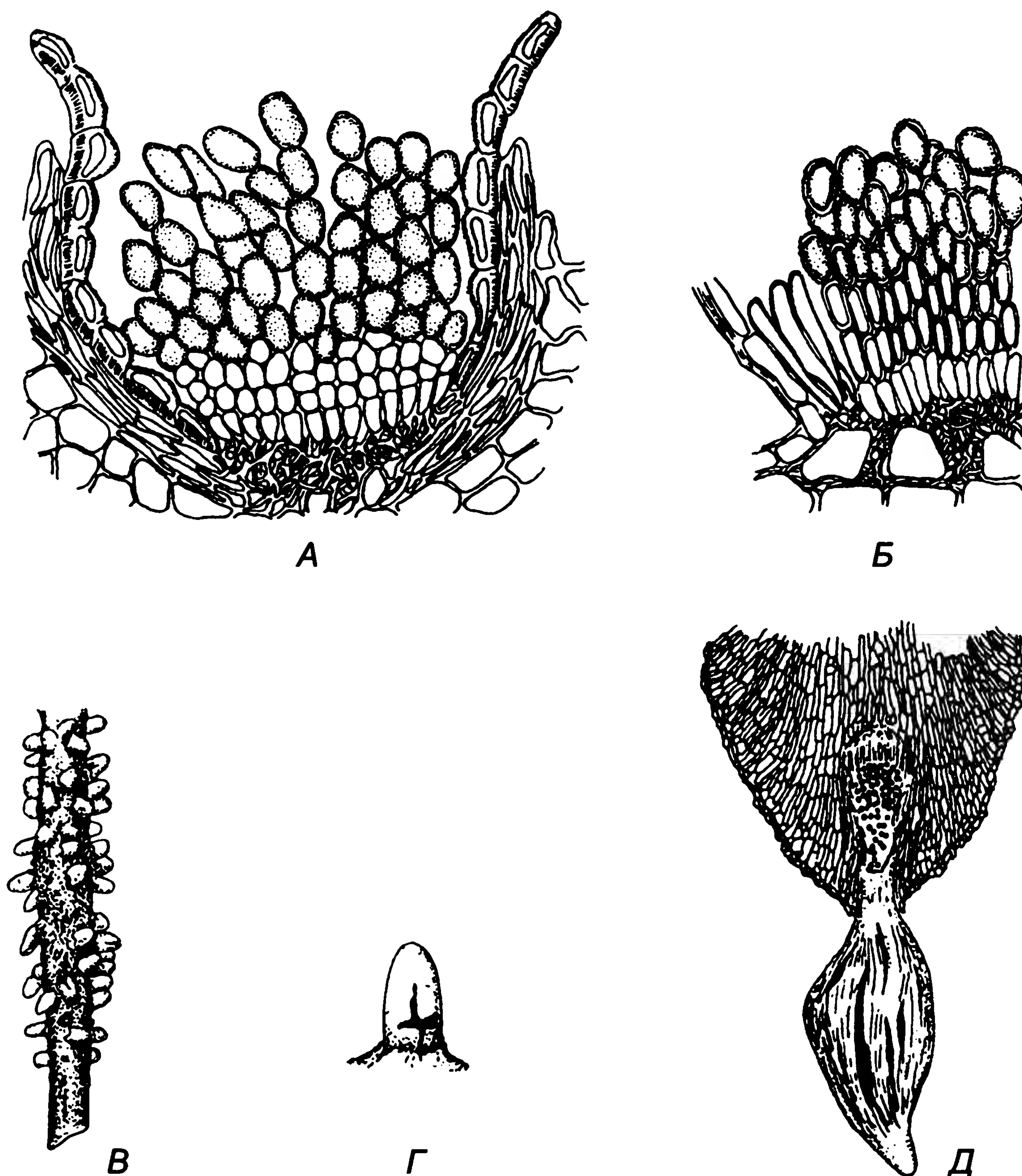



**Рис. 277.** Типы эциев.
*А* — эцидий; *Б* — цеома; *В, Г* — перидермиум; *Д* — рестелий

срастаются, образуя крышу эция. Чашевидные эции, одетые перидием, называют ***эцидиями***. Нарастающие цепочки эциоспор прорывают эпидермис листа. Крыша перидия разрывается, его края отворачиваются, и эцидий приобретает вид чашечки, заполненной оранжевыми эциоспорами, которые выпадают наружу по мере созревания и распространяются по воздуху (рис. 277, *А*).

Эциоспоры одноклеточные, обычно округлой формы, их стенка чаще всего бородавчатая. Они не могут заражать барбарис и для дальнейшего развития должны попасть на листья или стебли злаков. Здесь эциоспоры прорастают и их ростковые трубки через устьица проникают в ткани растения, где на небольшом участке развивается локальный дикариотический межклеточный мицелий с гаусториями. На этом мицелии развиваются ***урединиоспоры***, или летние споры гриба. Они образуются в массе под эпидермисом листа или стебля, а затем прорывают его и выступают в виде ***порошащих*** продолговатых пустул — ***урединиев***. Урединиоспоры одноклеточные, яйцевидной формы, оранжево-ржавые, на бесцветных ножках (см. рис. 276, *3*). Отрываясь, урединиоспоры переносятся токами

воздуха и могут снова заражать злаки. В течение лета на злаках образуется несколько поколений урединиоспор, которые при благоприятных условиях могут вызвать массовое поражение злаков — эпифитотию. Урединиоспоры могут переноситься токами воздуха на большие расстояния (на тысячи километров). Для прогноза возможности появления ржавчины на хлебных злаках специальные службы во многих странах мира проводят контроль за появлением в воздухе спор ржавчинных грибов.

По мере истощения субстрата к концу лета на том же дикариотическом мицелии развиваются ***телиоспоры***, или зимние споры гриба. У *P. graminis* они двухклеточные и расположены на ножках в ***телиях*** (см. рис. 276, *4*). Стенки телиоспор темно-бурые, с одной ростковой порой в каждой клетке. К концу вегетации телии покрывают растения черными продольными полосками, поэтому это заболевание злаков называют также линейной, или черной, ржавчиной. Телиоспоры представляют покоящиеся споры и служат для перезимовки. Зимуют они на стерне или соломе, а также на стеблях дикорастущих злаков. На соломе, лежащей на земле, телиоспоры к весне почти всегда погибают под действием почвенных микроорганизмов. Каждая клетка телиоспоры содержит сначала два ядра дикариона, позднее происходит кариогамия и образуется одно диплоидное ядро. Весной каждая клетка телиоспоры прорастает четырехклеточной базидией (рис. 278), куда переходит диплоидное ядро, делящееся в базидии мейотически. Гаплоидные ядра переходят в базидиоспоры, которые снова заражают барбарис.

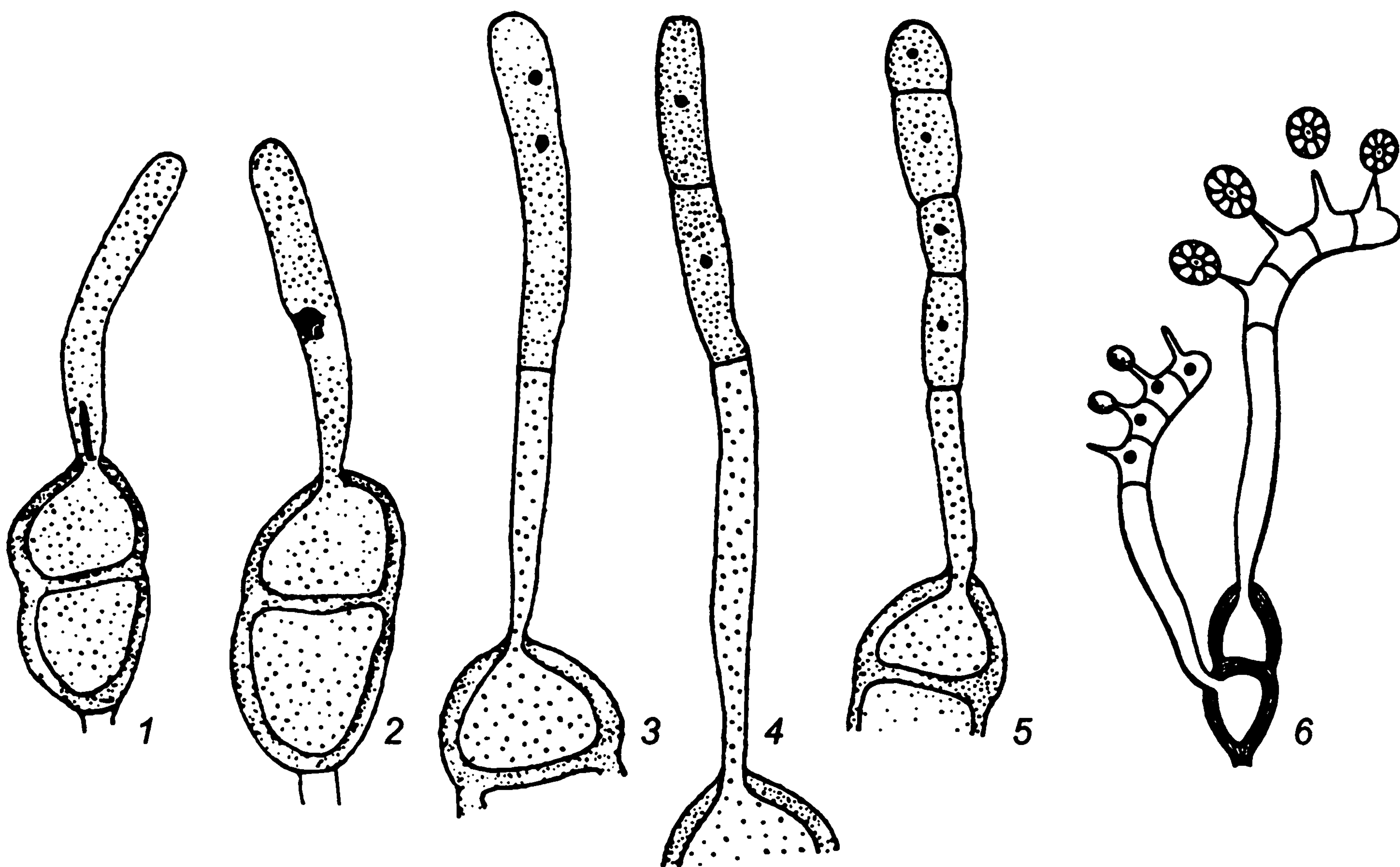



**Рис. 278.** Прорастание телиоспоры.

*1* — миграция диплоидного ядра из клетки телиоспоры в молодую базидию; *2* — базидия с диплоидным ядром; *3—5* — мейотическое деление ядра в базидии и образование поперечных перегородок; *6* — зрелая базидия с базидиоспорами

Таким образом, полный жизненный цикл *P. graminis* включает пять следующих друг за другом спороношений: 0 — ***пикнии с пикноспорами***, не заражающими растения и выполняющими функцию спермациев в половом процессе; I — ***эции с эциоспорами***; II — ***урединиоспоры*** (несколько поколений); III — ***телии с телиоспорами***; IV — ***базидии с базидиоспорами***.

Цикл развития ржавчинных грибов, включающий все перечисленные стадии, называют полным. Такие ржавчинные грибы называют также макроциклическими формами. У многих ржавчинных грибов некоторые типы спороношений в цикле отсутствуют. Их называют неполными формами.

Все перечисленные спороношения у ржавчинных грибов морфологически разнообразны, и их типы широко используются в таксономии этого порядка при выделении семейств и родов. Так, выделяют 12 типов пикниев, различающихся по форме (кувшиновидные, шаровидные, в виде ложа различной формы), расположению в ткани растения, отсутствию или наличию перидия и его строения и др. (рис. 279). Разнообразное строение имеют эции ржавчинных грибов. Кроме уже упоминавшихся ***эцидиев*** (см. рис. 277, *А*) известны и другие их типы (см. рис. 277). ***Цеома*** — эции без перидия или со слаборазвитым перидием, обычно плоские, с цепочками эциоспор (см. рис. 277, *Б*). ***Перидермиум*** — эций, имеющий вид вздутия с неправильно разрывающимся перидием (см. рис. 277, *В*). ***Рестелий*** — роговидный, конический или цилиндрический эций, с продольно расщепляющимся перидием (рис. 277, *Д*). Очень разнообразно у ржавчинных грибов строение телиев и телиоспор. Эти признаки используются при разграничении семейств в этом порядке.

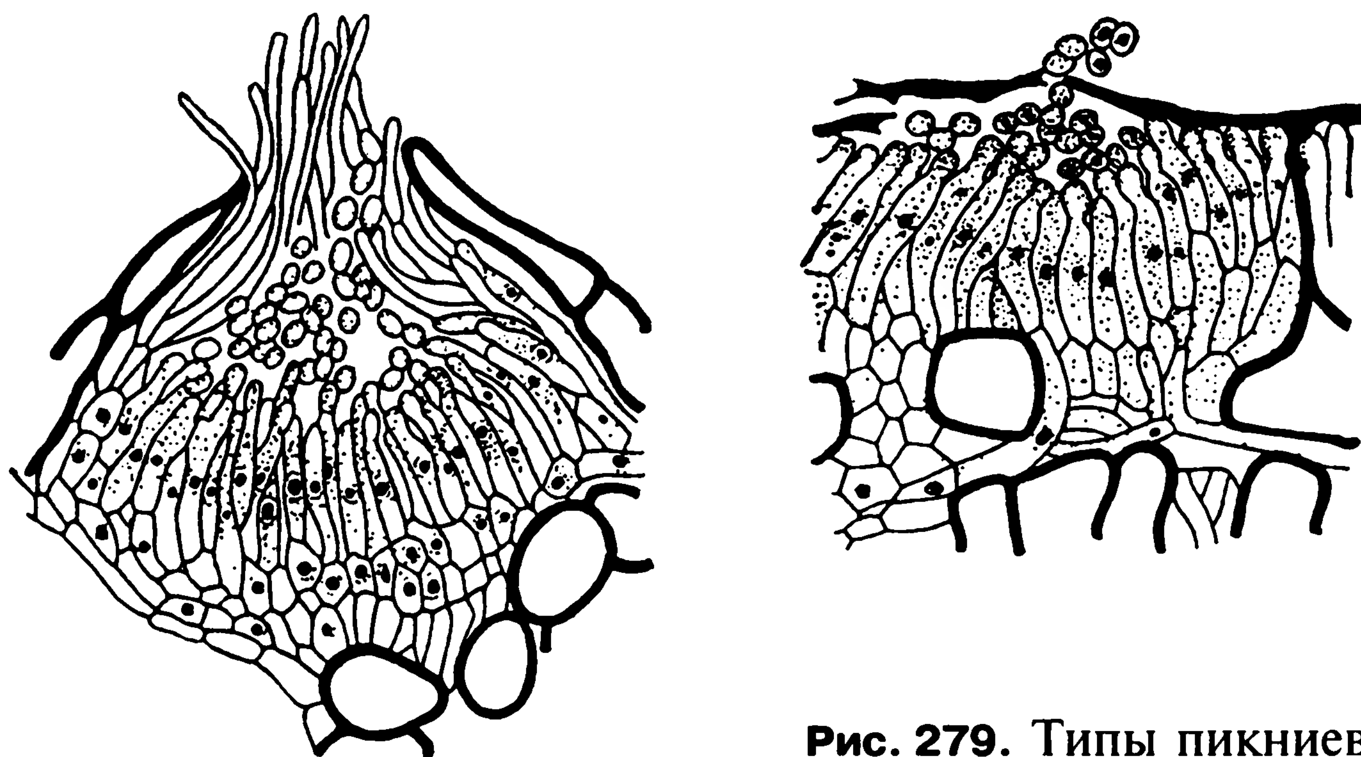


**Рис. 279.** Типы пикниев

В современной системе порядка Uredinales используют такие признаки, как морфологические типы пикниев, строение телиев и др. В порядке выделяют 14 семейств (Cummins, Hiratsuka, 1983).

Традиционно же порядок Uredinales делят на два семейства на основании строения их телиев и телиоспор (Clements, Shear, 1931; Arthur, 1934; Hiratsuka, 1955) — мелампсоровые и пукциниевые.

- Семейство мелампсоровые (Melampsoraceae). Телиоспоры без ножек, срастаются боками в корочки толщиной в одну (род *Melampsora*) или несколько

клеток, образуют столбики или колонки из сросшихся цепочек спор (род *Cronartium*), свободные, иногда разветвленные цепочки спор (род *Chrysomyxa*). У грибов некоторых родов они образуются поодиночке под эпидермисом или в его клетках (рис. 280). Большинство видов семейства — разнохозяинные. Эции часто развиваются на хвойных, урединии и телии — на двудольных, а у ряда видов — на папоротниках. Среди мелампсоровых есть и однохозяинные виды, развивающиеся на двудольных (например, *Melampsora lini*, возбудитель ржавчины льна).

Наиболее широко в семействе представлены следующие роды.

Род *Melampsora*. Телиоспоры срастаются в корочки толщиной в одну клетку (рис. 280, *А*). Эции типа цеома. Среди грибов этого рода есть однохозяинные виды, паразитирующие на двудольных, и разнохозяинные, развивающиеся на хвойных (эции) и двудольных (урединии и телии).

Род *Cronartium*. Телиоспоры одноклеточные, склеены в длинные роговидные колонки или столбики (рис. 280, *В*). Эции типа перидермиум. Все виды рода разнохозяинные, образующие эции на хвойных, а урединии и телии — на двудольных.

Род *Coleosporium*. Включает около 80 видов. Телиоспоры срастаются в корочки (рис. 280, *Б*). При прорастании каждая телиоспора делится на четыре клетки, образующие по одной базидиоспоре. Все виды рода разнохозяинные, образующие эции на хвойных, а урединии и телии — на двудольных.

Род *Chrysomyxa* объединяет около 30 видов. Телиоспоры в свободных ветвящихся цепочках. Эции с перидием. Большинство видов — разнохозяинные паразиты на хвойных и двудольных.

■ **Семейство пукциниевые (Pucciniaceae).** Телиоспоры образуются одиночно, на ножках (рис. 281), у немногих — в цепочках, с промежуточными клетками. Представители этого семейства паразитируют на покрытосеменных растениях, среди них есть как разнохозяинные, так и однохозяинные виды. Назовем важнейшие роды этого семейства.

Род *Uromyces* объединяет около 550 видов. Телиоспоры одноклеточные. Представители этого рода могут быть однохозяинными или разнохозяинными, с полным и неполным циклом развития. Многие виды этого рода развиваются на бобовых (урединии и телии) и молочайных (эции).

Род *Puccinia* содержит более 2000 видов. Телиоспоры двухклеточные (рис. 281, *А*), эции с перидием. Виды этого рода паразитируют на злаках и многочисленных видах двудольных.

Род *Phragmidium*. Телиоспоры многоклеточные, состоят из 3—22 клеток (рис. 281, *Б*). Все виды этого рода однохозяинные, паразитируют на розоцветных (роза, малина, ежевика и др.).

Род *Gymnosporangium* объединяет около 40 видов. Телиоспоры двухклеточные, на длинных ослизняющихся ножках, с ослизняющейся стенкой, сливающиеся в общую студенистую массу. Большинство видов разнохозяинные с неполным циклом развития (урединиоспоры отсутствуют). Эции типа рестелий развиваются на розоцветных (яблоне, груше, рябине), телии — на видах можжевельника.

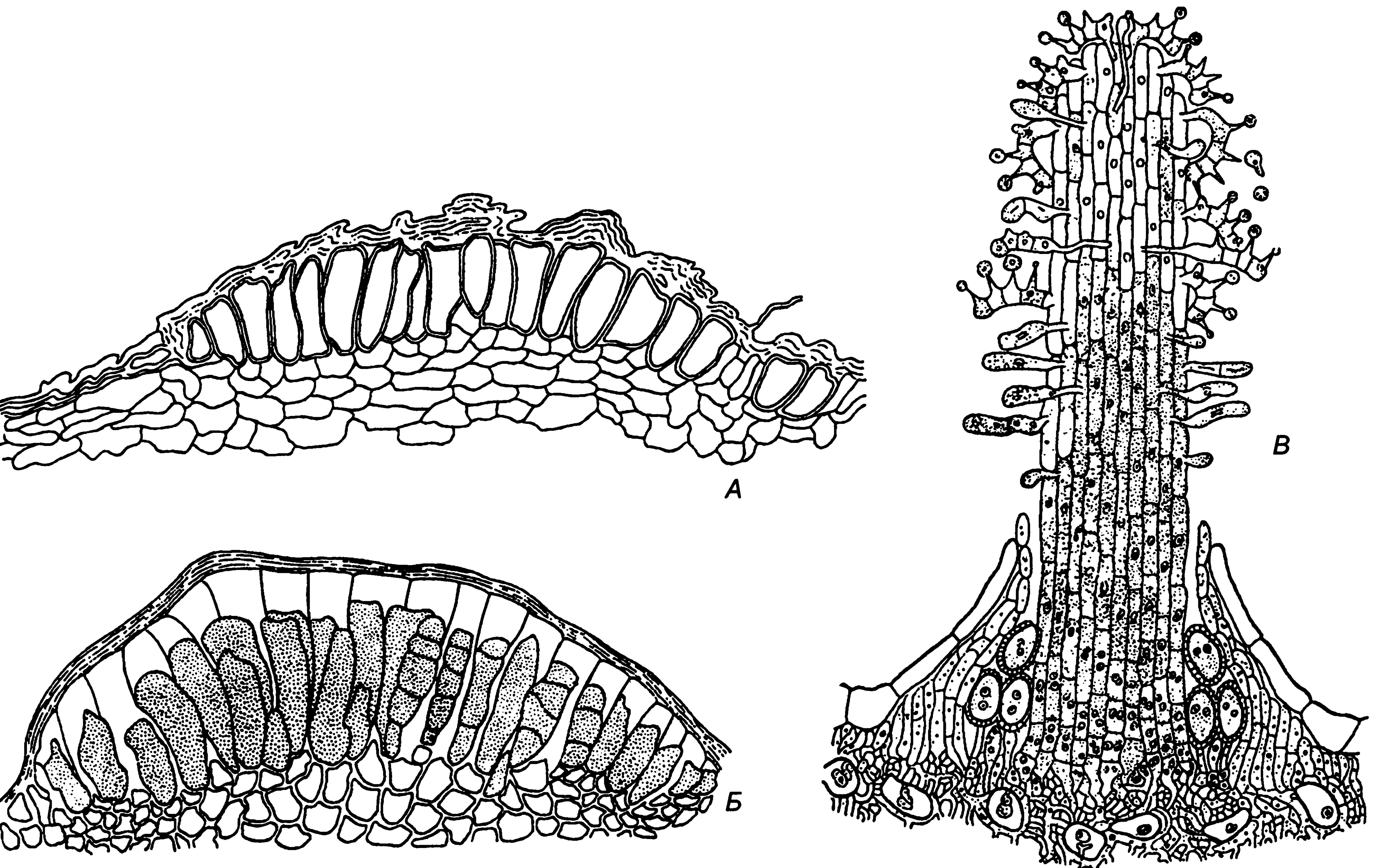



**Рис. 280.** Телиоспоры представителей семейства Melampsoraceae.
*А — Melampsora; Б — Coleosporium; В — Cronartium*

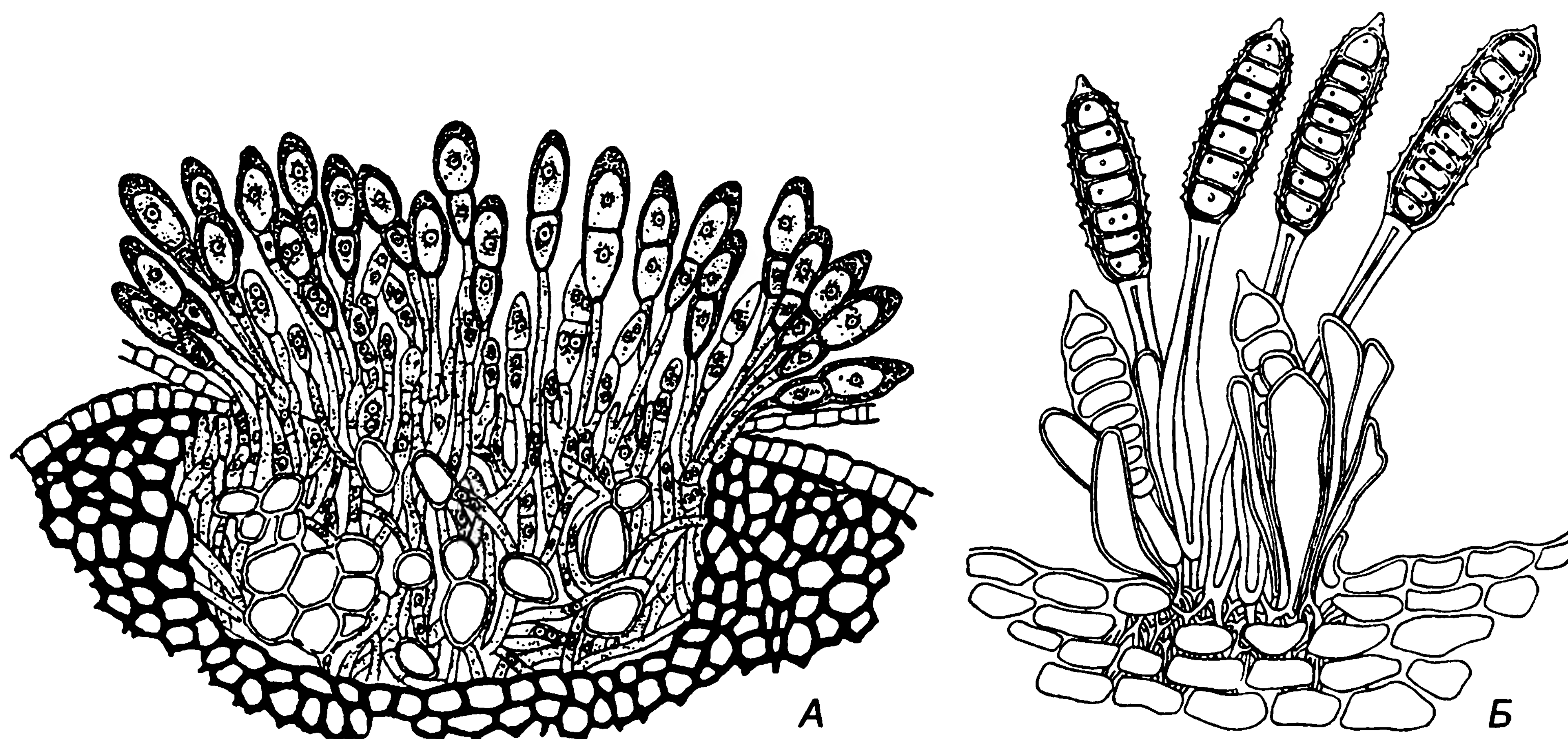



**Рис. 281.** Телиоспоры представителей семейства Pucciniaceae.
*А — Puccinia*; *Б — Phragmidium*

Ржавчинные грибы — облигатные паразиты растений, в природе не способны к сапротрофному существованию. Все стадии развития происходят на живых растениях. Лишь телиоспоры, образующие базидии, в большинстве случаев находятся на отмерших частях растений (соломе, стерне, остатках листьев и т.п.). Некоторые ржавчинные грибы удалось культивировать на синтетических питательных средах сложного состава (Williams, 1984; Fasters et al., 1993).

На первых этапах заражения растений ржавчинные грибы не убивают ткани, в которые они проникли. Только в конце вегетации растений, когда гриб переходит к спороношению, появляются участки отмирающих тканей. Однако при видимом отсутствии вреда гриб извлекает из растений нужные ему питательные вещества, ослабляя и снижая их продуктивность.

Обычно наблюдается местное, локальное поражение растений ржавчинными грибами, когда их мицелий распространяется на небольшое расстояние от места проникновения проростков тех или иных спор грибов. На этом же участке появляются и его пустулы. При массовом рассеивании спор ржавчинных грибов, переносимых ветром на большие расстояния, на растениях развивается множество местных очагов инфекции.

У ряда видов мицелий диффузный, пронизывающий все растение и часто вызывающий его угнетение и деформацию. Это хорошо заметно при поражении молочаев эциальной стадией ржавчинного гриба (*Uromyces pisi*). Мицелий его зимует в корневищах молочаев, проникая затем в отрастающие побеги, причем зараженные побеги сильно видоизменяются. У этого же вида гриба дикариотичный мицелий (урединио- и телиостадии) при поражении гороха дает локальное поражение.

Некоторые виды ржавчинных грибов в тканях зараженных растений образуют многолетний мицелий, на котором каждую весну появляется спороношение. Например, при поражении можжевельника возбудитель ржавчины груши

*Gymnosporangium sabinae* образует мицелий, проникающий в древесину и вызывающий небольшие опухоли ветвей в месте заражения. Эти места весной ослизняются, и на них ежегодно в течение ряда лет развиваются телиоспоры гриба. Этот же вид, паразитируя на грушах, вызывает их локальное поражение.

Виды ржавчинных грибов обычно заражают один или несколько близкородственных видов растений. Например, упомянутый выше *G. sabinae* в эциальной стадии паразитирует только на груше, близкий к нему вид *G. tremelloides* — только на яблоне, хотя телиоспоры обоих видов развиваются на можжевельнике. Возбудитель стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis*, паразитирующий на многих видах семейства, состоит из ряда специализированных форм, почти неотличимых по морфологии (размерам и форме спор), но способных заражать лишь определенные виды злаков.

Все эти формы имеют полный цикл развития с эциями на барбарисе и урединиями и телиями на соответствующих видах злаков, однако биология каждой формы имеет некоторую специфику, связанную с биологическими особенностями питающих растений. Так, *P. graminis f.* sp. secalis может зимовать в виде урединиомицелия на некоторых видах пырея и с них переходит на рожь и ячмень.

Специализация возбудителя стеблевой ржавчины идет дальше. В составе каждой специализированной формы имеются более мелкие специализированные единицы — физиологические расы, способные паразитировать только на определенном сорте или группе генетически близких сортов. Такого же рода физиологические расы известны у других ржавчинных грибов: возбудителей бурой и желтой ржавчины пшеницы, корончатой ржавчины овса, ржавчины льна и др. Выявление рас, распространенных в том или ином районе, проводится при помощи искусственного заражения специального стандартного набора сортов.

Новые расы возникают путем гибридизации у грибов, имеющих половой процесс, или в результате мутации. Значение образования грибами физиологических рас очень велико, так как приводит к поражению устойчивых к ржавчине сортов.

Происхождение разнохозяинности у ржавчинных грибов неясно. Вероятно, это свойство более древнее, чем однохозяинность. На это указывает тот факт, что в более примитивном семействе мелампсоровые почти все виды разнохозяинные, причем среди хозяев есть хвойные и папоротники — древнейшие представители высших растений. Ни на тех, ни на других ржавчинные грибы семейства пукциниевые не паразитируют. Кроме того, разнохозяинность ставит развитие гриба в зависимость от присутствия поблизости друг от друга обоих хозяев, что не всегда имеет место. Поэтому переход к однохозяинности можно считать прогрессивным. В качестве примера можно привести сборный вид *Melampsora salicis*, многие формы которого обходятся без промежуточного хозяина, существуя только в уредinio- и телиостадии на ивах, где грибы зимуют в виде мицелия.

Первичность разнохозяинности признается не всеми учеными. Некоторые из них считают однохозяинность первичной, однако по-разному трактуют вопрос о том, кто был первичным хозяином — эциальный вид или тот, на котором развиваются урединио- и телиоспоры.

Следует указать, что при разнохозяинности удлиняется время развития гриба, что важно в тех случаях, когда одно из питающих растений быстро заканчивает вегетацию и гриб не успевает пройти на нем все стадии развития. Например, возбудитель ржавчины сливы (*Puccinia pruni-spinosae*) начинает свое развитие — образование пикниев и эциев — на ветренице, довольно быстро заканчивающей вегетацию. Однако эциоспоры с этого растения заражают листья сливы, где гриб продолжает свое развитие, но уже в дикариотичной стадии, образуя сначала урединии, а позднее телии.

В России на хлебных злаках помимо уже упоминавшейся *Puccinia graminis* паразитирует еще несколько видов ржавчинных грибов, приносящих существенный вред. Наиболее широко распространена и вредоносна бурая ржавчина пшеницы, вызываемая *P. triticina*. Эциальный хозяин ее василистник — *Thalictrum*, урединии и телии развиваются на пшенице. Этот гриб редко проходит полный цикл развития. Зимует он в виде урединиоспор или дикариотичного мицелия на озимой пшенице. Таким образом, он ряд лет может существовать только в дикариотичной фазе. Указанное явление — пример своеобразной адаптивной эволюции: изменение биологии гриба в связи с особенностями развития его хозяина. Зимовка на озимых позволяет грибу почти постоянно находиться на живых растениях, а не на их отмерших остатках, где телиоспоры в течение осени—весны часто разрушаются микроорганизмами. Кроме того, далеко не всегда пшеница и василистник находятся вблизи друг от друга, что ставит под угрозу нормальное прохождение цикла в развитии гриба. Проходящий время от времени полный цикл развития у *P. triticina* обеспечивает генетическое разнообразие гриба, его изменчивость и в связи с этим способность приспосабливаться к новым сортам. Возбудитель бурой ржавчины пшеницы кроме нее поражает некоторые злаковые травы. У этого гриба известно много физиологических рас.

Широко распространена корончатая ржавчина овса, вызываемая *P. coronata*, образующим эции на крушине слабительной, а урединии и телии — на овсе и некоторых злаках из трибы Avenae. Этот гриб обычно проходит полный цикл, развивая эции на слабительной крушине, поэтому район наибольшего вреда от корончатой ржавчины совпадает с местами распространения указанного промежуточного хозяина. У возбудителя корончатой ржавчины известны физиологические расы.

Во влажные и прохладные годы сильно вредит желтая ржавчина пшеницы (возбудитель — *P. striiformis*). Этот гриб известен только в урединио- и телиостадиях; зимует на озимой пшенице. У него также есть физиологические расы.

Весьма вредоносна ржавчина подсолнечника, которую вызывает гриб *P. helianthi*. Все стадии его развития проходят на подсолнечнике: на молодых растениях развиваются эции, на взрослых — урединии и телии.

Зерновым и кормовым бобовым культурам довольно сильно вредят разнохозяинные ржавчинные грибы из рода *Uromyces*: *U. pisi* (на горохе) и *U. striatus* (на люцерне). На бобовых развиваются урединии и телии, эции же — на видах *Euphorbia* (молочаях). На сахарной свекле паразитирует однохозяинный гриб *U. betae*, временами приносящий большой вред.

В Крыму груши часто поражаются разнохозяинным грибом *Gymnosporangium sabinae* и близкими к нему видами. Гриб имеет неполный цикл развития. Телиоспоры развиваются весной на ветвях можжевельника. После прорастания телиоспор образовавшиеся базидиоспоры заражают листья груши, где развиваются характерные оранжевые роговидные или конусовидные эции с эциоспорами, заражающими только можжевельник. Местами существенно вредит малине однохозяинный гриб *Phragmidium rubi-ideae*.

Из грибов семейства мелампсоровые весьма вредоносна ржавчина льна, вызываемая *Melampsora lini* — одним из немногих однохозяинных грибов из этого семейства. Весной на молодых растеньицах льна развиваются эции, а на взрослых — урединии и телии. У пораженных ржавчиной растений льна ухудшается качество волокна. У гриба известны физиологические расы.

На смородине паразитирует ржавчинный гриб *Cronartium ribicola*, местами сильно поражающий листья и вызывающий преждевременный листопад. На смородине развиваются урединии и телии, а эции — на веймутовой сосне и других пятихвойных соснах (на сибирском кедре). Этот гриб, вместе с древесиной сосны завезенный в Америку, основной вред приносит эциальному хозяину — сосне, снижая качество древесины. Можно еще указать на сосновый вертун — искривление побегов сосны, вызываемое грибом *Melampsora pinitorqua*.

## ПОРЯДОК СЕПТОБАЗИДИЕВЫЕ (SEPTOBASIDIALES)

Порядок септобазидиевые включает одно семейство с двумя родами и примерно 170 видами. Его представители — облигатные умеренные паразиты или симбионты насекомых (щитовок), распространенные преимущественно в тропиках.

Мицелий септобазидиевых без пряжек, с простыми септами, очень похожими на септы ржавчинных грибов. Септобазидиевые образуют многолетние плодовые тела в виде корочек или подушечек с хорошо заметными концентрическими зонами ежегодного роста. Внутри плодовых тел находится лабиринт полостей или одна полость, в которых живут щитовки. Базидиоспоры прорастают на теле насекомых и образуют гифы, проникающие в него. Затем образуется мицелиальный мат, трактуемый как плодовое тело. Зараженные щитовки в его камерах не погибают и даже живут дольше под защитой грибного мицелия, но не размножаются. В камерах живут и здоровые щитовки, находящие в них защиту от неблагоприятных условий и врагов. Их личинки разносят споры гриба.

На мицелиальных подушечках образуются толстостенные телиоспоры, функционально являющиеся пробазидиями. В них происходит слияние ядер дикарионов. После этого телиоспоры прорастают четырехклеточными базидиями с поперечными перегородками (рис. 282).

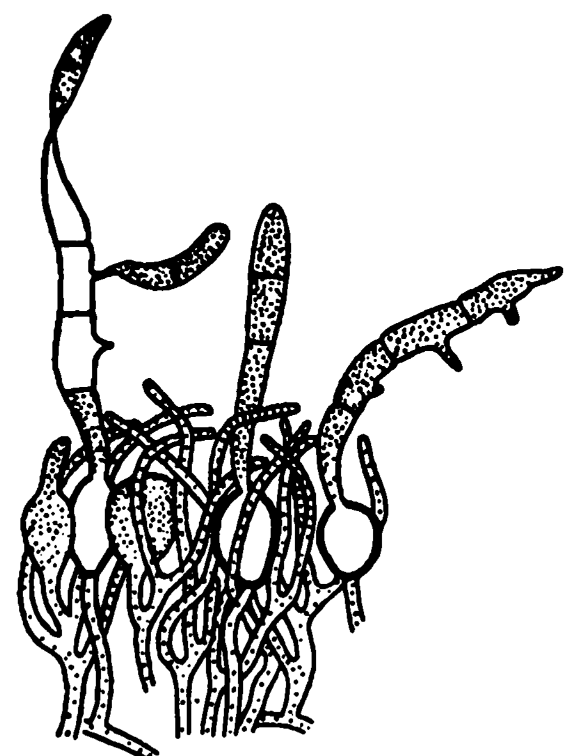


**Рис. 282.** *Septobasidium*

У представителей крупного рода *Septobasidium*, включающего более 160 видов, телиоспоры толстостенные, прорастают после периода покоя. Они образуют многокамерные плодовые тела на живых растениях, пораженных щитовками. Телиоспоры развиваются в начале зимы и прорастают после периода покоя весной или летом, образуя базидии. Базидиоспоры у видов этого рода могут почковаться, и личинки щитовок разносят их. Род хорошо представлен преимущественно в тропиках и субтропиках, множество видов обнаружено на юге США. В умеренной зоне известны немногие виды. В Европе распространен *Septobasidium carestianum*, обитающий на ветвях ивы, ясеня, рябины, пораженных ивовой щитовкой.

В роде *Uredinella* известен только один вид, образующий маленькие однолетние плодовые тела с одной камерой, развивающиеся на одной особи щитовок. Этот вид имеет толстостенные телиоспоры, прорастающие после периода покоя, а также двухъядерные споры, очень похожие на урединиоспоры ржавчинных.

Не имея существенного практического значения, септобазидиевые интересны в биологическом отношении как пример коэволюции паразита и хозяина. Отношения грибов и насекомых остаются неясными, хотя некоторые ученые склонны считать септобазидиевые симбионтами насекомых, связанными с ними мутуалистическими отношениями.

## ПОРЯДОК СПОРИДИЕВЫЕ (SPORIDIALES)

К порядку споридиевые, выделенному Р. Муром (Moore) в 1980 г., относятся диморфные базидиальные дрожжи, мицелий которых имеет простые септы, а базидии часто образуются из телиоспоры. В клеточных стенках преобладает манноза, присутствуют также глюкоза, галактоза, есть родоторуловая кислота, что типично для многих урединиомицетов.

В отличите от дрожжей, принадлежащих к аскомицетам, положение которых в системе было установлено давно, базидиальные дрожжи долго относили к анаморфным грибам. Телеоморфы были обнаружены у дрожжей только в конце 60-х годов прошлого века. В 1967 г. у анаморфных красных дрожжей *Rhodotorula* И. Банно была описана телеоморфа *Rhodosporidium*. Позднее были описаны род *Leucosporidium* с неокрашенными дрожжевыми клетками.

Гаплоидные клетки этих дрожжей почкуются по способу, характерному для базидиомицетов — с прорывом почки через клеточную стенку материнской клетки и образованием слоистого рубца. После попарного слияния клеток совместимых типов спаривания развивается дикариотичный мицелий с пряжками (рис. 283). На нем терминально или интеркалярно образуются крупные телиоспоры, в которых происходит кариогамия, т.е. они являются пробазидиями. Мейоз наблюдается после прорастания телиоспор базидиями с поперечными перегородками (часто их называют промицелием). Базидиоспоры почкуются, образуя гаплоидные дрожжевые клетки.

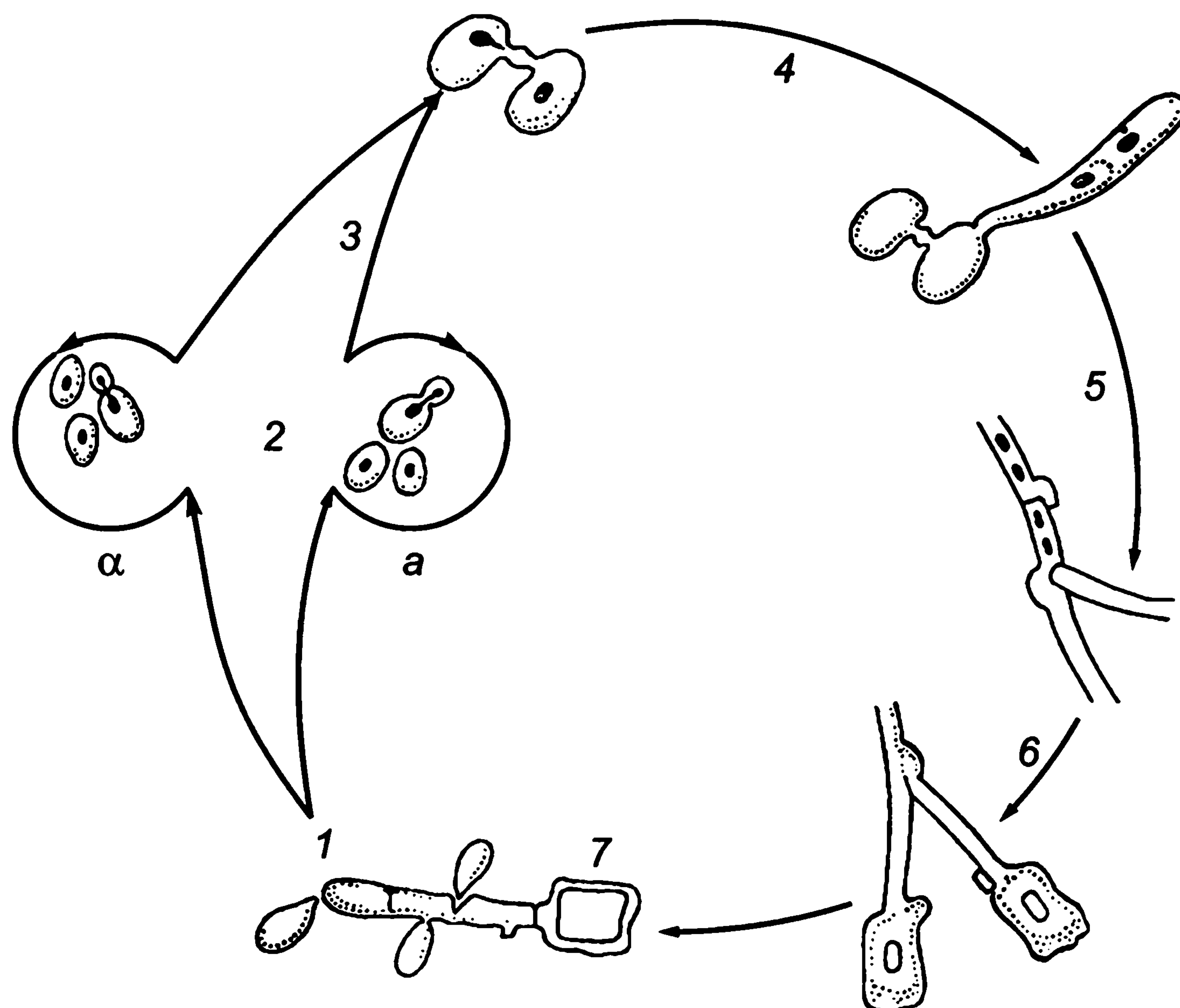



**Рис. 283.** Цикл развития *Rhodosporidium.*

*1* — гаплоидные споридии; *2* — гаплоидная дрожжевая фаза; *3* — конъюгация и плазмогамия; *4* — развитие дикариотичных гиф; *5* — дикариотичный мицелий с пряжками; *6* — образование телиоспор и кариогамия; *7* — прорастание телиоспоры базидией

Споридиевые обитают на поверхности растений, часто в филлоплане и эксудатах растений, на цветках и т.д. Они широко распространены в разных природных зонах — от тропиков до полярных регионов. Среди них известны психрофилы, распространенные в Арктике и Антарктике (род *Leucosporidium*).

## Класс устилагиномицеты (Ustilaginomycetes, или Ustomycetes в системе Г. Крайзеля)

К устилагиномицетам относят базидиомицеты с простыми септами равномерной толщины или утолщенными к поре. В отличие от представителей класса Basidiomycetes они не имеют парентесом, однако в отличие от класса Urediniomycetes их поры часто прикрыты колпачками или дисками обычно мембранного происхождения. Базидии чаще с поперечными перегородками (семейство устиляговые — Ustilaginaceae порядка Ustilaginales), но некоторые группы имеют холобазидии (семейство тиллециевые — Tilletiaceae порядка Ustilaginales и порядок экзобазидиевые — Exobasidiales).

Плодовые тела всегда отсутствуют. Базидии образуются на мицелии или из покоящихся спор — устоспор (см. рис. 286). Базидиоспоры, как правило, отделяются пассивно, однако на мицелии или дрожжевых клетках нередко образуются баллистоспоры.

Гаплоидная стадия у большинства представителей дрожжеподобная. Половой процесс — соматогамия, обычно слияние базидиоспор или споридий (см. рис. 287). На мицелии часто присутствуют пряжки (например, у родов *Ustilago*, *Entyloma*), но у некоторых представителей класса (например, род *Tilletia*) их нет.

В состав нейтральных сахаров клеточной стенки как основной компонент входит глюкоза, присутствуют также манноза и галактоза.

Все представители класса — паразиты растений. Важный признак класса — наличие характерной зоны взаимодействия паразита и растения-хозяина, изученной Р. Бауэром, Ф. Обервинклером и К. Ванки (Bauer et al., 1997). В образовании этой зоны участвуют так называемые первичные интерактивные пузырьки, переносящие содержимое к мембране клетки хозяина. В результате этого в клетке хозяина в области контакта с паразитом при их участии формируются отложения электронно-плотных веществ, размер которых зависит от продолжительности активности пузырьков.

На основании всех перечисленных критериев в класс устилагиномицеты включают два хорошо известных порядка базидиомицетов: головневые (Ustilaginales) и экзобазидиевые (Exobasidiales).

В 1997 г. была предложена новая система устилагиномицетов, разработанная на основании исследования ультраструктурных признаков (строения септ и зоны контакта с хозяином) и анализа нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК у 149 видов головневых и близких к ним грибов, принадлежащих более чем к 50 родам (Bauer et al., 1997; Begerow et al., 1997). В этой системе устилагиномицеты разделены на три подкласса с 10 порядками. Было обосновано включение в класс экзобазидиевых, положение которых в системе долго оставалось спорным.



**Рис. 284.** Внешний вид растений, пораженных головневыми грибами

## ПОРЯДОК ГОЛОВНЕВЫЕ (USTILAGINALES)

Порядок включает около 1200 видов грибов из более чем 50 родов, паразитирующих на покрытосеменных растениях. Пораженные растения выглядят обугленными или опаленными вследствие образования темноокрашенных спор паразитов (рис. 284), отсюда и происходит название заболевания — головня (нем. — Brand; англ. — smut) и т.п.

Головневые грибы поражают практически все органы растений-хозяев — цветки (тычинки, завязи), семена, листья и стебли, изредка корни, но преимущественно молодые ткани. Спороношения грибов формируются на различных органах растений-хозяев, чаще всего — на репродуктивных. Часто наблюдаются нарушения развития и деформации

пораженных растений — карликовость, обильное кущение, образование галлов и разнообразных пролифераций.

Растения заражает дикариотический мицелий, который распространяется по межклетникам, проникая в клетки при помощи гаусторий и образуя типичные зоны взаимодействия с хозяином. Нахождение мицелия в тканях часто некоторое время практически не проявляется внешне. Так, при заражении многих злаков больные растения лишь немного отстают в росте, и только после колошения можно видеть, что вместо зерновок образуется черная масса устоспор гриба. Скопления устоспор на вегетативных органах растений становятся заметными вскоре после заражения растений, например при заражении кукурузы возбудителем пузырчатой головни (*Ustilago maydis*).

На дикариотичном мицелии в отдельных локальных спороношениях, часто называемых сорусами, формируются устоспоры. Сорус представляет скопление устоспор и часто бывает прикрыт мицелиальным сплетением — перидием, предохраняющим устоспоры от высыхания и повреждения насекомыми. Сорусы устоспор образуются из спорогенного мицелия, скапливающегося в межклетниках. Процесс их дифференциации начинается с ослизнения клеточных стенок. Устоспоры образуются из спорогенных клеток, часто частично лишенных клеточных стенок и погруженных в слизистый разбухший матрикс. Спорогенные клетки увеличиваются в размерах, вещества матрикса расходуются на образование экзоспория. Процесс дифференциации устоспор сопровождается отмиранием тканей растения-хозяина, которые замещаются сорусом.

Устоспоры имеют толстую клеточную стенку и обычно темноокрашены вследствие присутствия меланинов: черные, бурые, редко желтоватые (например, у видов рода *Entyloma*). Экзоспорий устоспор имеет обычно разнообразную орнаментацию — сетчатый, шиповатый и т.п. (рис. 285).

Часто устоспоры образуются поодиночке, но у некоторых родов они ассоциируются в разнообразные группы — клубочки, состоящие из двух и до 40—50 спор (рис. 285). В состав клубочков могут входить кроме устоспор стерильные клетки.

Кариогамия происходит обычно в начале спорообразования в молодых незрелых устоспорах, а при их прорастании или перед ним происходит мейоз.

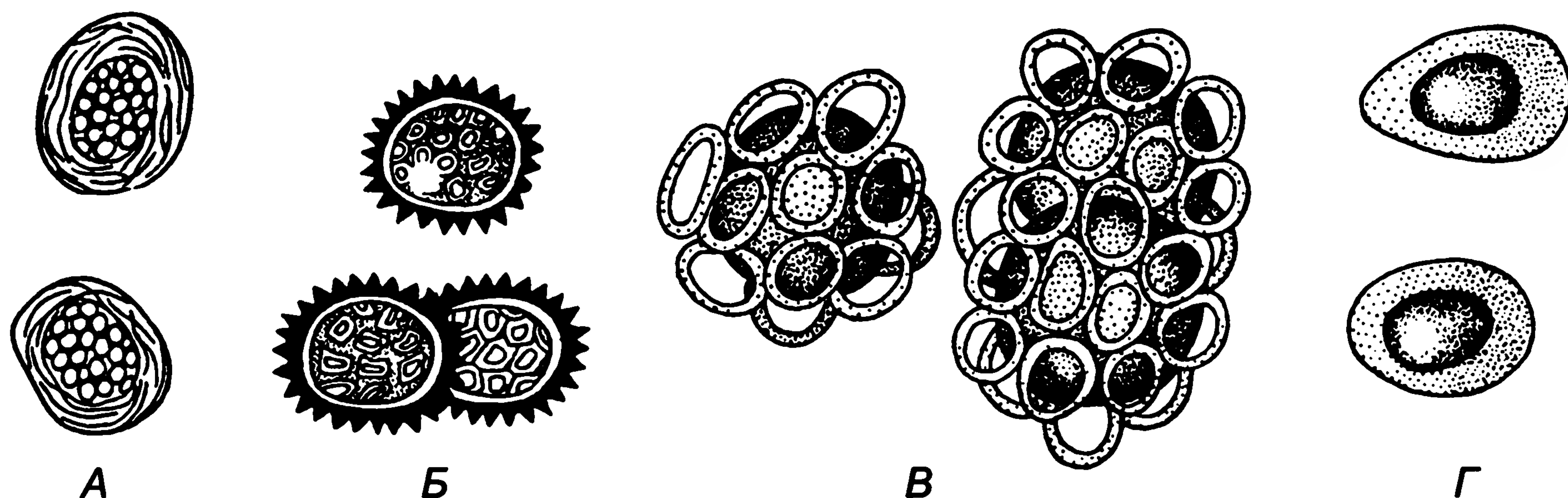



**Рис. 285.** Устоспоры головневых грибов.
*А — Sorosporium; Б — Tilletia; В — Urocystis; Г — Entyloma*

Устоспоры прорастают базидиями, которые у головневых часто называют промицелием, так как в них не происходит ни кариогамии, ни мейоза. На базидиях образуются базидиоспоры, часто называемые споридиями, как и продукты почкования базидиоспор.

Базидии у головневых двух типов.

1. ***Септированные***, обычно четырехклеточные базидии, с округлыми или эллипсоидными базидиоспорами (споридиями), расположенными латерально и терминально (рис. 286, *А*). Число споридий, образующихся на одном участке (локусе), не ограничено. Перед образованием споридия гаплоидное ядро клетки промицелия делится, одно из ядер переходит в споридий, второе остается в промицелии. Этот процесс может многократно повторяться, в результате чего образуются последовательные споридии из одного локуса. Как споридии, так и клетки базидии способны к почкованию (рис. 286, *Б*).

2. ***Несептированные*** базидии (***холобазидии***), на вершине которых образуются удлиненные базидиоспоры (рис. 286, *Г*). Базидиоспоры не почкуются, между ними часто образуются анастомозы уже на базидии.

Базидиоспоры и споридии гаплоидны. Гаплоидная фаза у головневых часто дрожжеподобная, она может развиваться сапротрофно, например в культуре на питательных средах. Половой процесс у этой группы — соматогамия (слияние споридий или базидиоспор) — происходит вскоре после прорастания устоспор, иногда прямо на базидии (рис. 287, *Б*). У некоторых головневых базидиоспоры не образуются вообще, а клетки базидий копулируют (рис. 287, *А*), или ядро переходит из одной клетки базидии в другую, образуя дикарион (например, *Ustilago nuda*, см. рис. 286, *В*).

Большинство головневых грибов гетероталличны. У них известны разнообразные генетические системы, контролирующие несовместимость. Однако у них отсутствует распространенная у гомобазидиомицетов тетраполярная система с двумя локусами с множественными аллелями в каждом локусе.

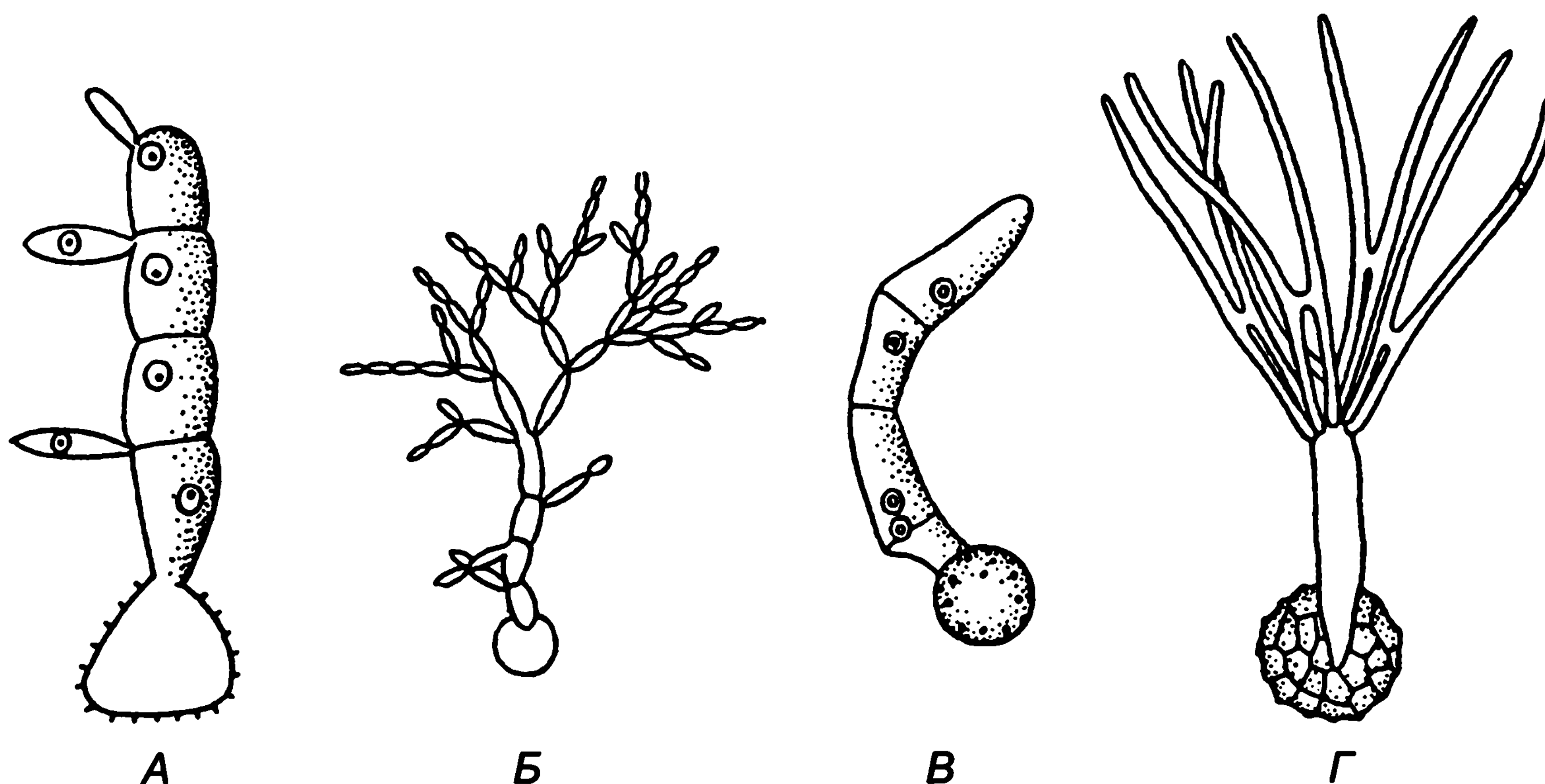



**Рис. 286.** Базидии головневых грибов.

*А — Ustilago; Б — U. maydis; В — U. nuda; Г — Tilletia caries*

Заражение растений головневыми грибами может происходить по-разному. Оно может быть сведено к трем основным типам. При *первом* типе заражения устоспоры удерживаются на семенах или сохраняются в почве и прорастают на прорастающем семени до образования всходов. Образовавшиеся базидиоспоры или непосредственно копулируют с образованием копуляционных мостиков, или сначала почкуются, а затем почкующиеся клетки копулируют. Образовавшийся дикариотический мицелий заражает растения, внедряясь в ткани проростков до их выхода на поверхность почвы. Мицелий проникает в конус нарастания, продвигается вверх, пронизывая узлы и междоузлия, и в первое время не вызывает видимого угнетения растений. Происходит так называемая проростковая инфекция, приводящая к диффузному заражению растений.

Она наблюдается у многих видов головневых грибов — возбудителей твердой головни пшеницы — (*Tilletia caries*, рис. 288), стеблевой головни ржи (*Urocystis occulta*) и др. У возбудителя твердой головни овса (*Ustilago laevis*) прорастание устоспор и образование дикариотичного мицелия происходит сразу после попадания устоспор под пленки зерен. Здесь мицелий зимует и после посева семян заражает проростки.

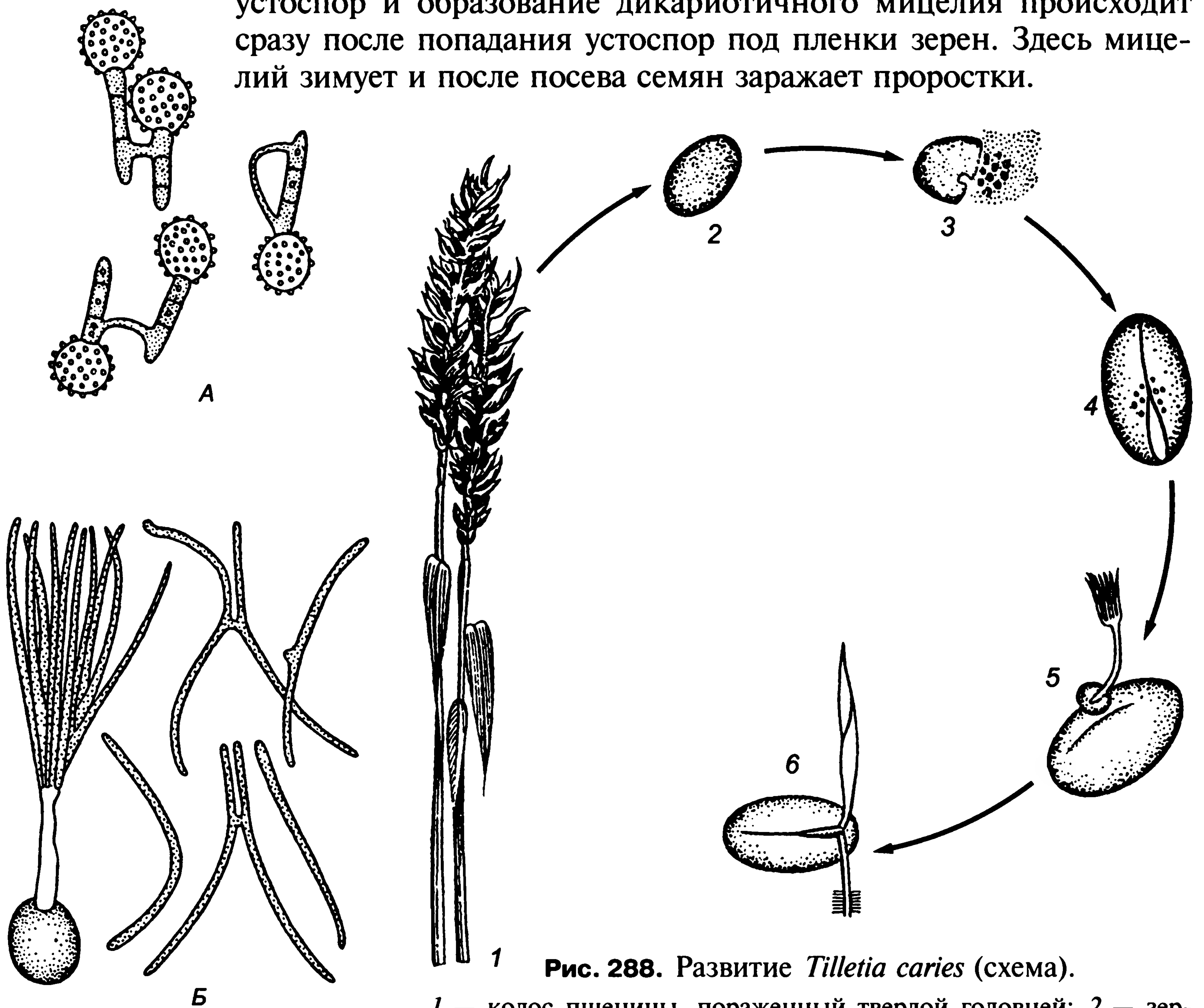



**Рис. 287.** Половой процесс у головневых грибов:
*А* — *Ustilago*; *Б* — *Tilletia*

**Рис. 288.** Развитие *Tilletia caries* (схема).

*1* — колос пшеницы, пораженный твердой головней; *2* — зерна, наполненные устоспорами; *3* — распыление устоспор из раздавленного зерна; *4* — устоспоры на зерне пшеницы; *5* — прорастание устоспоры на зерне; *6* — заражение проростков пшеницы

*Второй способ заражения* растений — эмбриональная инфекция. Устоспора прорастает на рыльце цветка, и развивающийся дикариотичный мицелий заражает зародыш и оболочку семени. У возбудителей пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*) и ячменя (*U. nuda*) устоспоры прорастают на рыльцах цветков растений-хозяев. Базидиоспоры не образуются, а дикариотизация происходит путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую (см. рис. 286, *В*) или при копуляции соседних клеток базидий (см. рис. 287, *А*). Дикариотичный мицелий проникает в завязь и заражает эндосперм и зародыш. Зараженные семена, попав в почву, нормально прорастают, и из них сначала развиваются внешне здоровые растения. Мицелий гриба проникает в проросток и распространяется в тканях растения, вызывая его диффузное заражение. Мицелий проникает в залагающийся колос, обильно там разрастается и образует устоспоры. Они переносятся ветром на цветущие в это время колосья и прорастают в завязях, как это описано выше (рис. 289).

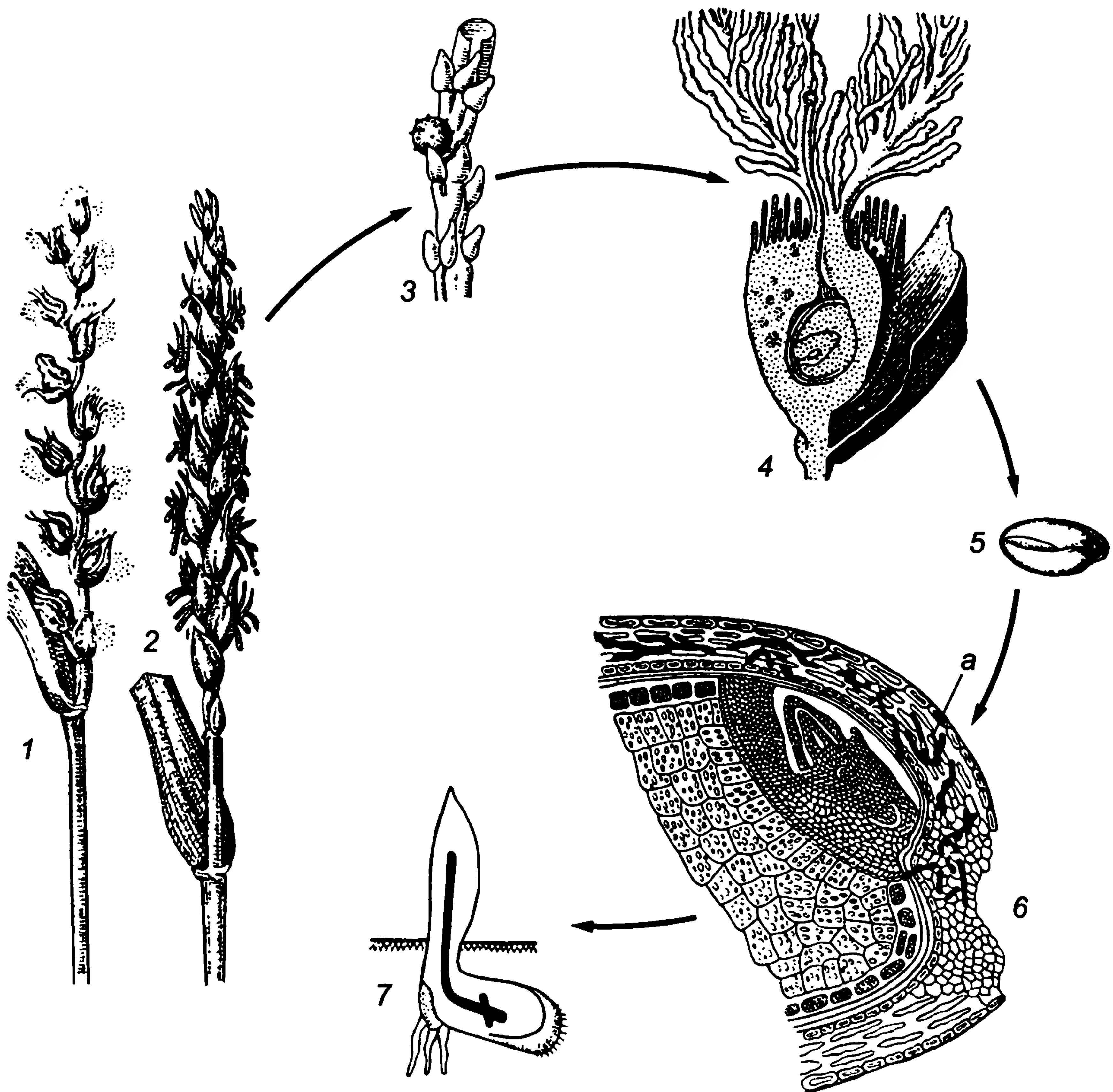



**Рис. 289.** Развитие *Ustilago tritici* (схема).

*1, 2* — рассеивание и перенос устоспор на цветущие растения; *3* — устоспора на рыльце цветка; *4* — заражение зародыша семени; *5* — зараженное зерно (внешне не отличается от здорового); *6* — срез зараженного зерна под микроскопом (в оболочке виден мицелий гриба — *а*); *7* — прорастание зараженного семени и развитие мицелия гриба

*Третий тип заражения* — местное поражение различных органов растений, где есть молодые меристематические ткани. Этот тип наблюдается у возбудителя пузырчатой головни кукурузы (*U. maydis*), заражающего междоузлия стеблей, листья и репродуктивные органы и молодых и взрослых растений, однако к инфекции восприимчивы только молодые ткани (рис. 290). Устоспоры этого гриба прорастают четырехклеточной базидией, и базидиоспоры начинают почковаться непосредственно на базидии, образуя цепочки клеток (см. рис. 286, *Б*). Воздушными течениями эти клетки переносятся на те или иные органы растений кукурузы и здесь копулируют; образующийся дикариотический мицелий заражает растения. Разрастаясь в тканях, мицелий вызывает местные поражения в виде вздутий, или галлов, в которых формируются устоспоры. Гипертрофию тканей вызывают ростовые вещества, выделяемые грибами. Масса устоспор вначале прикрыта эпидермисом, а после его разрыва устоспоры рассеиваются воздушными течениями, заражая новые растения.



**Рис. 290.** Пузырчатая головня кукурузы (вздутия на молодых растениях)

Головневые грибы развиваются преимущественно на однодольных (около 70% известных видов), остальные — на двудольных растениях. Больше всего видов этого порядка поражают злаки (около 600 видов) и осоки (более 100 видов). В отличие от ржавчинных это — исключительно паразиты травянистых растений, и только около 30 видов найдены (преимущественно в тропиках) на деревьях, кустарниках и лианах. На папоротниках известны два вида и один вид — на голосеменных (на можжевельнике).

Роль головневых в практической деятельности людей определяется прежде всего тем, что среди них есть виды, приносящие значительный ущерб зерновым культурам. При поражении головневыми грибами у растений разрушаются зерна или же не образуются совсем. При сильном заспорении семян часть всходов погибает и число продуктивных растений сокращается.

В течение многих лет (до появления в 1997 г. новой системы устилагиномицетов) была принята простая и удобная классификация порядка, предложенная еще братьями Л.Р. и Ш. Тюлянь (Tulasne, Tulasne, 1847). Многими микологами она используется и сейчас. По этой классификации порядок Ustilaginales подразделяется на два семейства по типу базидии — с перегородками или без них.

Однако эти семейства хорошо различаются не только образованием фрагмо- или холобазидии, но и по комплексу других признаков.

■ **Семейство устилаговые (Ustilaginaceae).** Семейство объединяет головневые грибы, образующие базидии (промицелий) с поперечными перегородками и латеральными и терминальными базидиоспорами (споридиями) (см. рис. 286, *А, Б*). На промицелии обычно образуется несколько последовательных споридий из одного локуса. Споридии и мицелий могут почковаться. Споридии чаще всего округлые или эллипсоидные. Септы равномерной толщины с простой порой. Анаморфы в цикле развития образуются редко.

Важнейший род семейства — устилаго (*Ustilago*). Для него характерны одиночные, темноокрашенные, орнаментированные или гладкие устоспоры. В сорусах образуется пылящая, реже склеенная масса устоспор. Виды этого рода паразитируют на растениях из многих семейств, заражая преимущественно их репродуктивные органы. Большое число видов паразитирует на злаках. При поражении пшеницы возбудителем пыльной головни *Ustilago tritici* все части колоса, за исключением стержня, разрушаются и замещаются пылящей черной массой устоспор. Заражение происходит во время цветения растений — мицелий зимует в зародыше, а при прорастании семян заражает проростки. Заболевание ведет к значительным потерям урожая. У этого вида существуют многочисленные расы, специализированные в отношении тех или иных сортов пшеницы. К роду устилаго принадлежат также возбудители пыльной (*U. nuda*) и твердой, или каменной (*U. hordei*), головни ячменя, пыльной головни овса (*U. avenae*), пузырчатой головни кукурузы (*U. zeae*) и многих других болезней культурных и дикорастущих растений.

■ **Семейство тиллециевые (Tilletiaceae).** К семейству принадлежат головневые грибы с базидиями без перегородок, на вершине которых образуются веретеновидные или нитевидные базидиоспоры (споридии) (см. рис. 286, *Г*). В отличие от предыдущего семейства, все образующиеся в базидии гаплоидные ядра мигрируют в базидиоспоры, поэтому последние повторно не образуются. Почкование базидиоспор обычно не происходит, часто они копулируют прямо на базидии. Септы в мицелии, как правило, имеют трубчатые утолщения у поры (долипоровые септы), но без парентесом (см. рис. 269, *Б*). Нередко образуются анаморфы — баллистоконидии, возникающие на малодифференцированных конидиеносцах, которые выступают из устьиц (например, у видов рода *Entyloma*).

Центральный род семейства — тиллеция (*Tilletia*). Устоспоры у видов этого рода развиваются преимущественно в завязях, редко — в вегетативных органах растения-хозяина, где образуют пылящую или склеенную массу, часто с характерным селедочным запахом (вследствие образования триметиламина). Устоспоры одиночные, довольно крупные, коричневые или оливковые, обычно с сетчатой или шиповатой орнаментацией (см. рис. 285, *Б*). Паразитирует на злаках. *Tilletia caries* — возбудитель твердой головни пшеницы, одной из древнейших известных болезней злаков. Зерновки пшеницы, пораженной этим грибом, приобретают более шаровидную форму и содержат вместо эндосперма массу устоспор, с окраской от желтой до красно-бурой и черной и с характерной сет-

чато-ячеистой орнаментацией стенки. Заражение растений происходит по проростковому типу. Возбудитель гладкой головни пшеницы (*T. laevis*) по биологии близок к предыдущему виду, но отличается от него гладкими устоспорами и ареалом: он распространен преимущественно в южных районах России.

У видов рода уроцистис (*Urocystis*) устоспоры чаще формируются в вегетативных органах растений, образуя сорусы в виде слегка выпуклых продольных черных полос на листьях и стеблях. Устоспоры соединены в округлые или эллипсоидные клубочки и окружены слоем стерильных мелких клеток (см. рис. 285, *В*). Грибы этого рода поражают растения многих семейств. К нему относятся возбудители стеблевой головни ржи — *U. occulta* и головни лука — *U. cepulae.*

Виды рода энтилома (*Entyloma*) также образуют сорусы устоспор предпочтительно на листьях и стеблях растений, где появляются светлые пятна обычно округлой формы. Устоспоры одиночные, желтоватые или бурые, часто окружены оберткой (см. рис. 285, *Г*). Они прорастают в тканях растения без периода покоя. *Entyloma oryzae* — возбудитель листовой головни риса.

## ПОРЯДОК ЭКЗОБАЗИДИЕВЫЕ (EXOBASIDIALES)

Все представители порядка экзобазидиевые — паразиты растений. Их мицелий развивается преимущественно в вегетативных частях растений, вызывая гипертрофию тканей. Устоспоры у этой группы отсутствуют, и холобазидии формируются на мицелии, образуя под кутикулой или эпидермисом пораженных органов растений рыхлый слой — гимений (рис. 291) или отдельные пучки. Веретеновидные базидиоспоры образуются на базидиях по 2—6 и освобождаются после разрыва эпидермиса. Прорастание базидиоспор может происходить двумя способами — ростковой трубкой (обычно на поверхности растений) или при попадании в каплю воды — репетивно. В последнем случае базидиоспора делится на 3—5 клеток, образующих конидии, которые могут почковаться. Ростковые трубки базидиоспор или вторичных спор проникают в ткани растений через устьица или внедряясь через эпидермис. Экзобазидиевые гомоталличны. В растениях развивается дикариотический мицелий, на котором позднее формируются базидии.

Многие признаки экзобазидиевых указывают на их сходство с головневыми грибами. Развитие базидий у экзобазидиевых при их большом

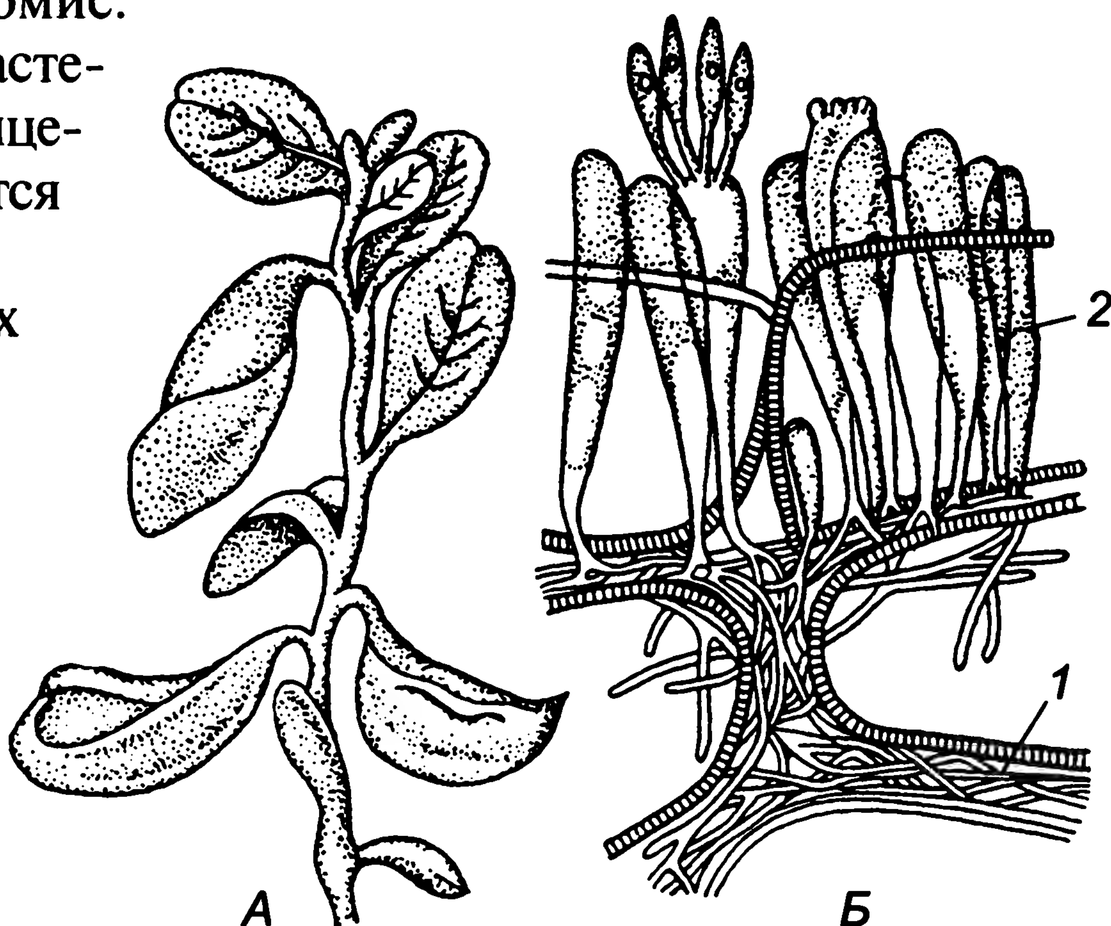



**Рис. 291.** *Exobasidium vaccinii.*

*А* — внешний вид пораженного растения брусники; *Б* — срез пораженного растения (*1* — гифы гриба в тканях растения, *2* — слой базидий с базидиоспорами)

внешнем сходстве с базидиями гомобазидиомицетов существенно отличается. Кариогамия происходит в тонкостенных клетках мицелия, трактуемых как пробазидии. Там же начинается мейоз, который завершается после миграции ядра в формирующуюся метабазидию.

Септы в мицелии экзобазидиевых с простыми порами, прикрытыми мембранными поровыми колпачками. В состав нейтральных сахаров клеточной стенки входит как основной компонент глюкоза, присутствуют также манноза и галактоза. Наблюдается типичная для устилагиномицетов зона взаимодействия паразита и растения-хозяина. Близость этих групп подтверждает анализ нуклеотидных последовательностей ДНК.

Порядок экзобазидиевые включает около 10 родов, из которых наиболее известен экзобазидиум (*Exobasidium*), паразитирующий преимущественно на растениях из семейства вересковые. Широко распространен вид *E. vaccinii*, обитающий на бруснике, голубике и других видах рода *Vaccinium*. Экзобазидиум вызывает характерную гипертрофию и деформацию листьев, побегов, иногда и цветков, приобретающих белую, розовую, иногда красную окраску. Из видов рода, имеющих значение для практической деятельности человека, необходимо отметить *E. vexans* — возбудителя заболевания чайного куста. Он вызывает образование на листьях округлых белых пятен до 5—15 см в диаметре и наносит большой ущерб культуре чая в Индии.

## Класс базидиомицеты (Basidiomycetes)[1]

Базидиомицеты — самый крупный класс отдела Basidiomycota. Он включает около 20 000 видов, т.е. почти 70% всех описанных видов отдела. Класс объединяет базидиомицеты с долипоровыми септами и парентесомами различной конфигурации. Базидии разных типов: как гомобазидии, так и гетеробазидии, с поперечными или продольными перегородками или без перегородок. Полярные тельца веретена деления ядра глобулярные. Базидиоспоры прорастают ростковой трубкой (у гомобазидиомицетов) или репетивно (у гетеробазидиомицетов). Иногда гаплодная стадия дрожжеподобная (тремелломицеты).

На мицелии часто присутствуют пряжки. Базидии за немногими исключениями (например, некоторые паразитные тремелломицеты и представители порядка Filobasidiales) образуются на плодовых телах (базидиомах) гимениального (базидии образуют открытый слой — гимений на поверхности базидиомы или специализированного гименофора) или гастерального типа (базидии образуются внутри замкнутых до созревания базидиоспор базидиом).

Спектр нейтральных сахаров клеточной стенки включает глюкозу как основной компонент, а также маннозу и ксилозу. Последняя всегда отсутствует в клеточных стенках представителей урединиомицетов и устилагиномицетов.

Базидиомицеты — преимущественно сапротрофы и симбиотрофы, редко — паразиты растений, грибов; есть виды, патогенные для животных и человека.

---

[1] Гименомицеты (Hymenomycetes) в системе Э. Сванна и Дж. Тейлора.

Класс включает три подкласса: гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae), тремелломицеты (Tremellomycetidae) и гомобазидиомицеты (Homobasidiomycetidae), различающиеся строением базидии, ультраструктурой септ, типом прорастания базидиоспор и другими признаками. Их выделение хорошо подтверждается данными молекулярной филогенетики.

## *Подкласс гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae)*

Подкласс объединяет базидиомицеты с гетеробазидиями, обычно разделенными поперечными, иногда продольными перегородками на четыре клетки (рис. 292). У немногих его представителей гетеробазидии не разделены перегородками и представляют холобазидии (например, в порядках Dacrymycetales — рис. 293 и Ceratobasidiales — рис. 294). Базидиоспоры одноклеточные, очень редко многоклеточные, прорастают, как правило, репетивно — вторичными конидиями.

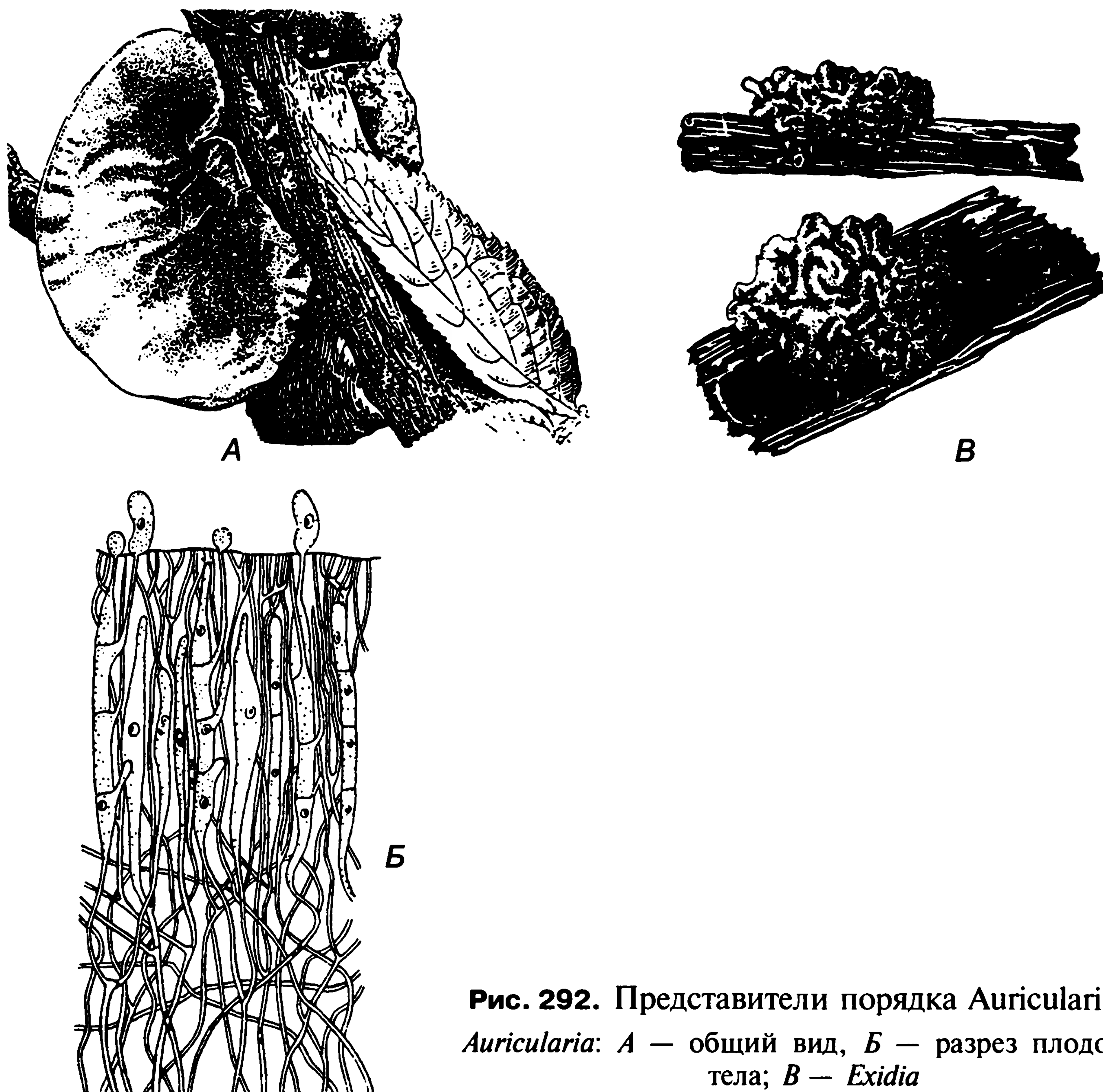



**Рис. 292.** Представители порядка Auriculariales.
*Auricularia*: *А* — общий вид, *Б* — разрез плодового тела; *В* — *Exidia*

Базидии образуются на плодовых телах (базидиомах) обычно гимениального типа, имеющих в разных порядках подкласса разнообразное строение — от паутинистых, рыхлых у цератобазидиевых (Ceratobasidiales) до студенистых, имеющих вид складчатых подушечек, уховидных, роговидных или разветвленных кустиков (см. рис. 292, 293) — у аурикуляриевых (Auriculariales) и дакримицетовых (Dacrymycetales).

Для этого подкласса характерны долипоровые септы с неперфорированными парентесомами (см. рис. 269, *Г*).

Большинство гетеробазидиальных грибов — сапротрофы, развивающиеся на гниющей древесине. Представители этой группы наиболее разнообразны и широко представлены в тропиках и субтропиках, например в странах Юго-Восточной Азии, однако многие виды распространены в лесных экосистемах умеренной зоны.

Подкласс включает 4 порядка: аурикуляриевые (Auriculariales), дакримицетовые (Dacrymycetales), цератобазидиевые (Ceratobasidiales) и тюлянелловые (Tulasnellales).

## ПОРЯДОК АУРИКУЛЯРИЕВЫЕ (AURICULARIALES)

К порядку аурикуляриевые традиционно относили базидиомицеты с гетеробазидией, имеющей поперечные перегородки. Однако сейчас объем этого порядка существенно пересмотрен. Р. Бандони (Bandoni, 1984) включил в него многие виды, имеющие гетеробазидии с продольными перегородками в гипобазидии (см. рис. 268, *В*) и относившиеся ранее к порядку тремелловые. Позднее Э. Сванн и Дж. Тейлор (Swann, Taylor, 1885) исключили из порядка аурикуляриевые грибы с простыми септами без парентесом, близкие к урединиомицетам. Современное понимание объема порядка аурикуляриевые основано на комплексе признаков, важнейшие из которых — наличие долипоровых септ с неперфорированными парентесомами; репетивное прорастание базидиоспор и отсутствие у большинства представителей гаплоидной дрожжеподобной фазы, характерной для тремелловых; биглобулярные полярные тельца веретена деления ядра, а также на многочисленных данных молекулярной филогенетики.

Плодовые тела аурикуляриевых обычно студенистые и имеют разнообразную форму — от распростертой до уховидной, реже — в виде шляпок с боковой ножкой или иной формы. На поверхности плодовых тел базидии образуют рыхлый гимений. Они погружены в желеобразную массу, из которой выступают стеригмы с базидиоспорами (рис. 292, *Б*).

Аурикуляриевые — самый большой порядок гетеробазидиомицетов. Его представители — сапротрофы, обитающие преимущественно на древесине.

Один из центральных родов порядка — аурикулярия (*Auricularia*), образующая крупные, обычно уховидные студенистые базидиомы (рис. 292, *А*). Базидии с поперечными перегородками и длинными стеригмами неравной длины образуют гимений на одной стороне базидиомы, имеющей характерную венозную или слегка складчатую поверхность. Базидиоспоры прорастают ростковой трубкой или репетивно.

Базидиомы у видов рода *Auricularia* развиваются на мертвых стволах и ветвях лиственных деревьев. Иногда их находят и на живых деревьях, однако базидиомы и в этих случаях образуются обычно на отмершей ткани. Только для широко распространенного в Европе и европейской части России вида *A. mesenterica* есть сообщения о росте его как факультативного паразита, иногда вызывающего гибель ослабленных плодовых деревьев.

Плодовые тела некоторых видов рода *Auricularia* съедобны (например, *A. auricula-judae, A. cornea*). Эти виды культивируют в ряде стран (Китай, Япония и др.) для употребления в пищу и применения в медицине.

Виды рода эксидия (*Exidia*) — наиболее типичные и широко распространенные представители порядка. Они образуют хорошо заметные во влажную погоду крупные подушковидные, иногда морщинистые студенистые базидиомы коричневого, бурого или черного цвета (рис. 292, *В*). В сухую погоду они быстро высыхают и приобретают вид тонких твердых малозаметных корочек. Такие корочки длительно сохраняют жизнеспособность и выживают в неблагоприятные засушливые периоды.

Представители этого рода развиваются на ветвях, коре и древесине хвойных и лиственных деревьев. Один из распространенных видов — *Exidia glandulosa*, с крупными (до 10 см в диаметре) подушковидными черными блестящими базидиомами со складчатой или морщинистой поверхностью, часто встречается на ветвях лиственных деревьев.

Хотя базидии у эксидий тремеллоидного типа, т.е. имеют продольные перегородки в гипобазидии и длинные эпибазидии и стеригмы, этот род включают в порядок аурикуляриевые на основании строения септы, данных по нуклеотидным последовательностям генов рРНК и другим признакам.

## ПОРЯДОК ДАКРИМИЦЕТОВЫЕ (DACRYMYCETALES)

К порядку дакримицетовые относятся гетеробазидиальные грибы с вильчатой гетеробазидией без перегородок (рис. 293, *Б*). Эпибазидии и стеригмы длинные, утолщенные. Базидиоспоры часто имеют перегородки или делятся на несколько клеток перед прорастанием. Каждая клетка прорастает ростковой трубкой или образует конидию.

Базидии образуются на студенистых или хрящеватых базидиомах разнообразной формы — распростертых, подушковидных, роговидных, булавовидных или разветвленных в виде кустиков (рис. 293, *А, В*). Они обычно имеют яркую оранжевую или желтую окраску вследствие присутствия пигментов из группы каротиноидов.

Все представители порядка — сапротрофы, обитающие на опавших ветвях и гниющей древесине.

В лесных экосистемах умеренной зоны часто встречается один из видов рода калоцера — *Calocera viscosa* (рис. 293, *А*). Его базидиомы, имеющие вид оранжевых разветвленных хрящеватых кустиков, развиваются на гниющей древесине, на пнях, но очень часто — на почве, на погребенной древесине.

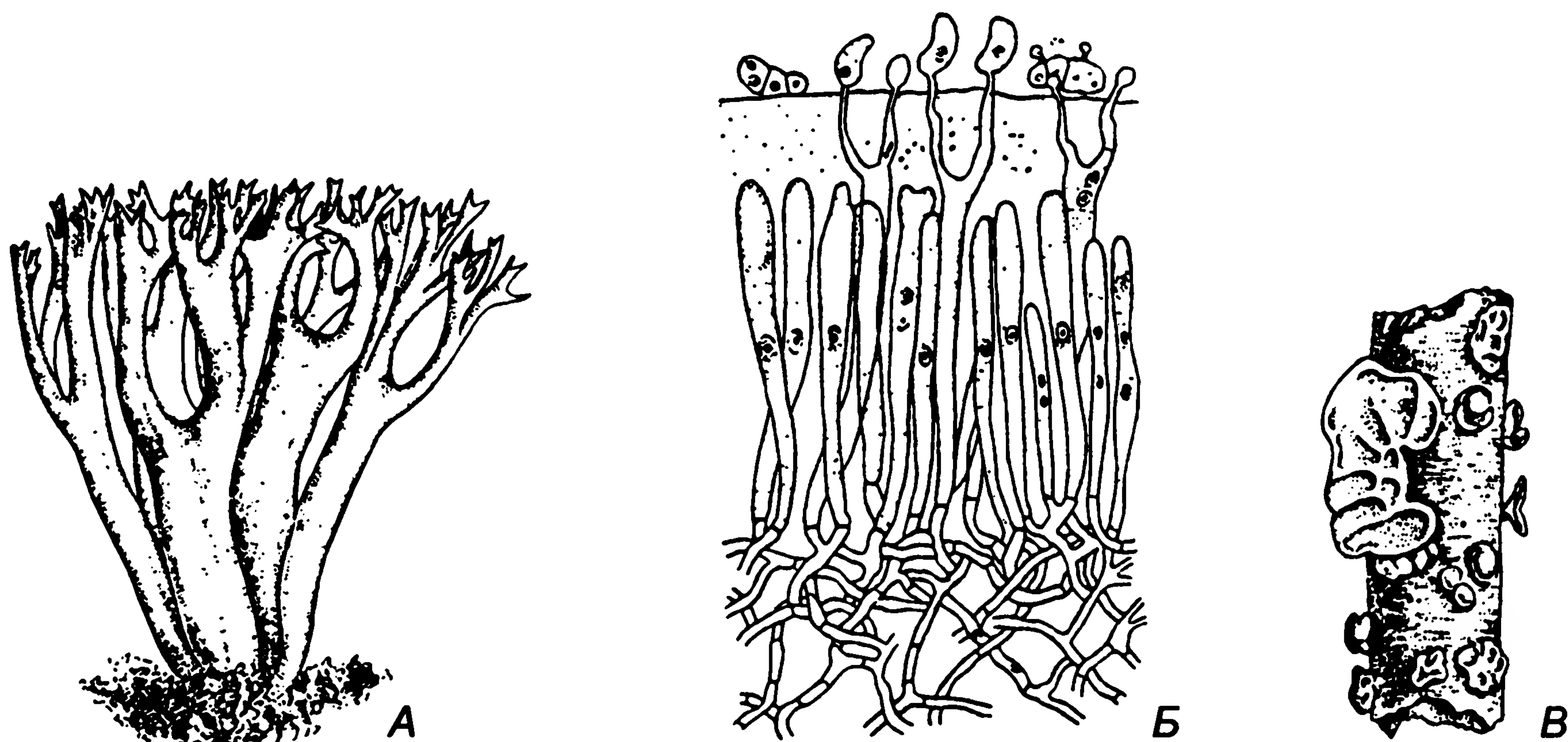



**Рис. 293.** Представители порядка Dacrymycetales.
*Calocera viscosa*: *А* — общий вид, *Б* — разрез плодового тела, *В* — *Dacrymyces*

## ПОРЯДОК ЦЕРАТОБАЗИДИЕВЫЕ (CERATOBASIDIALES)

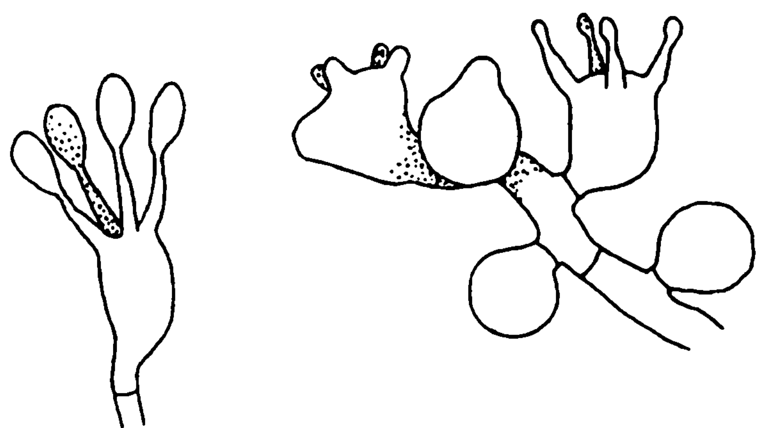


**Рис. 294.** *Ceratobasidium*: базидии

Для порядка цератобазидиевые характерны гетеробазидии без перегородок (холобазидии) с крупными эпибазидиями или стеригмами разной формы (рис. 294). Базидиомы обычно малозаметные, паутинистые или в виде налета на субстрате. Наиболее распространены роды цератобазидиум (*Ceratobasidium*) и танатефорус (*Thanatephorus*); их виды паразитируют на многих растениях или образуют микоризу с орхидными. Они более известны в анаморфных стадиях, относящихся к формальному роду ризоктония (*Rhizoctonia*). Она представлена стерильным мицелием, ветвящимся под прямым углом, без пряжек, состоящим из многоядерных или двухъядерных клеток. На мицелии обычно формируются склероции. Один из наиболее распространенных паразитов из порядка цератобазидиевые — *Thanatephorus cucumeris* с анаморфой *Rhizoctonia solani*. Этот вид развивается в почве и поражает картофель, свеклу и многие другие растения, вызывая у них заболевание, называемое ризоктониозом. Обнаружены несколько анастомозных групп *T. cucumeris*, неспособных к образованию анастомозов друг с другом, т.е. генетически изолированных. Эти группы часто отличаются спектром поражаемых ими растений.

## *Подкласс тремелломицеты (Tremellomycetidae)*

К подклассу тремелломицеты принадлежат базидиомицеты с гетеробазидиями, разделенными продольными или скошенными перегородками на четыре клетки или не имеющими перегородок (рис. 295, *Б*; 296). Базидии тремелломи-

цетов образуются на базидиомах разнообразной формы или непосредственно на мицелии.

Представители подкласса — диморфные грибы с гаплоидной дрожжевой фазой, развивающейся в результате почкования базидиоспор, и дикариотической фазой, представленной мицелием с пряжками. Половой процесс — слияние почкующихся клеток дрожжевой фазы. У многих тремелловых обнаружена двухфакторная система контроля спаривания с двумя аллелями в одном локусе и многоаллельным вторым локусом.



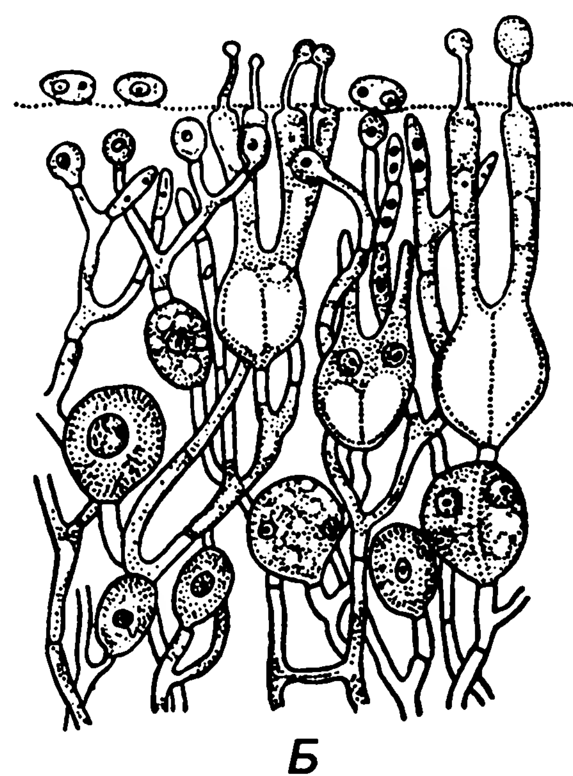




**Рис. 295.** *Tremella*:
*А* — общий вид, *Б* — разрез плодового тела

У грибов, входящих в порядок тремелловые, или дрожалковые (Tremellales), септа в мицелии долипоровая, с очень характерными парентесомами в виде плюсковидных мембранных элементов (см. рис. 269, *В*), у других, например относящихся к порядку филобазидиевые (Filobasidiales), долипоровые септы не имеют парентесом.

Тремелломицеты обитают как сапротрофы на древесине или на различных субстратах растительного происхождения (на живых растениях, плодах, растительных остатках). Многие виды паразитируют на других грибах (аскомицетах и базидиомицетах), некоторые вызывают заболевания у человека (например, *Filobasidiella neoformans*).

К подклассу тремелломицеты относят 4 порядка, из которых ниже рассмотрены два: тремелловые (Tremellales) и филобазидиевые (Filobasidiales).

## ПОРЯДОК ТРЕМЕЛЛОВЫЕ, ИЛИ ДРОЖАЛКОВЫЕ (TREMELLALES)

К порядку принадлежат базидиомицеты с тремеллоидными гетеробазидиями, состоящими из шаровидной гипобазидии с продольными или скошенными перегородками (рис. 295, *Б*). Септы мицелия типичного строения с парентесомами, состоящими из плюсковидных фрагментов (см. рис. 269, *В*).

Дрожалковые — сапротрофы на древесине или микопаразиты, обитающие на плодовых телах других грибов — аскомицетов или базидиомицетов. У ксилотрофных представителей порядка базидии образуются на плодовых телах, часто имеющих вид складчатых или лопастных студенистых подушечек. У микофильных дрожалковых, иногда вызывающих деформации у хозяина, плодовые тела мелкие, малозаметные или отсутствуют вообще, и тогда базидии образуются на мицелии, развивающемся в гимении гриба-хозяина. У некоторых дрожалковых, паразитирующих на грибах, наблюдается прямой контакт протопластов гаусто-

рии паразита и клетки хозяина в результате образования пор в их клеточных стенках (Bauer, Oberwinkler, 1990; Zugmaier et al., 1994).

Представители рода дрожалка, или тремелла (*Tremella*), имеют студенистые базидиомы оранжевого или желтого цвета, обычно складчатые или лопастные. Наиболее часто встречающийся вид этот рода — *T. mesenterica* (рис. 295, *A*) образует осенью во влажную погоду на сухих ветвях лиственных деревьев ярко-желтые лопастные базидиомы. Другой вид — *T. fuciformis*, с крупными (до 10—12 см) плодовыми телами, состоящими из многочисленных белых или почти прозрачных лопастей с волнистыми краями, в Китае выращивают в культуре на древесине для продовольственного и медицинского использования.

## ПОРЯДОК ФИЛОБАЗИДИЕВЫЕ (FILOBASIDIALES)

Филобазидиевые — диморфные базидиомицеты, часто (как и порядок споридиевые из класса урединиомицеты) называемые базидиальными дрожжами. Базидии у этой группы не имеют перегородок, удлиненные, тонкие, у некоторых почти нитевидные, формируются на мицелии. На их вершине образуется гроздь сидячих базидиоспор (рис. 296), а у рода филобазидиелла — *Filobasidiella* — короткие цепочки базидиоспор. Септы в мицелии долипоровые, без парентесом.

Представители филобазидиевых гетероталличны и имеют однофакторную двухаллельную систему несовместимости. После слияния почкующихся клеток образуется дикариотичный мицелий с пряжками.

Анаморфы филобазидиевых относятся к формальному роду дрожжей *Cryptococcus*. Культуры гаплоидной фазы часто формируют характерные слизистые колонии вследствие образования внеклеточных полисахаридов, создающих капсулу вокруг клетки.

По морфологии базидии и ультраструктуре септы филобазидиевые отличаются от предыдущего порядка дрожалковые, но по многим биохимическим признакам, например по составу нейтральных сахаров в клеточных стенках, образованию внеклеточных полисахаридов, диморфному циклу развития и нуклеотидным последовательностям ряда генов, близки к этому порядку и включены в современной системе в подкласс тремелломицеты.

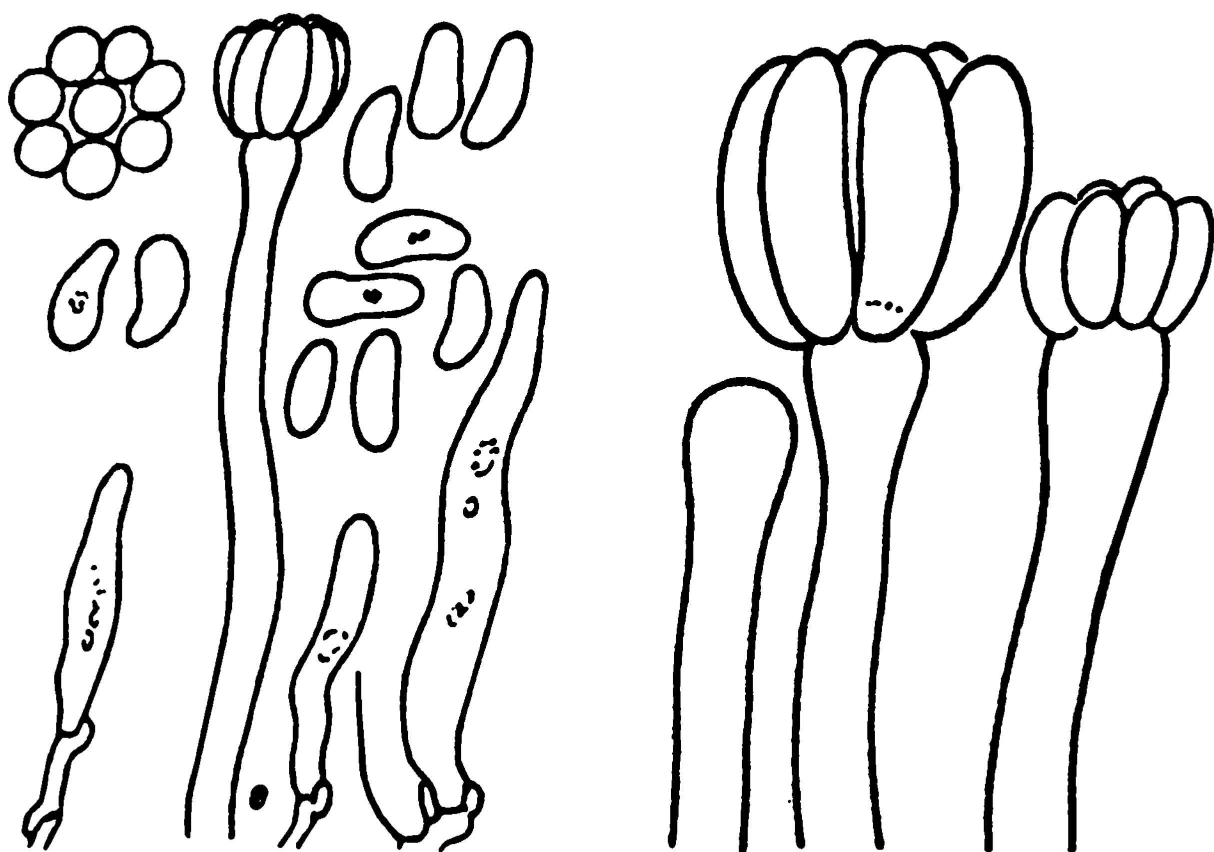


**Рис. 296.** *Filobasidium*: базидии и базидиоспоры

Филобазидиевые обитают на различных частях живых растений, часто на плодах, а также на растительных остатках. Некоторые виды из этого порядка вызывают заболевания у человека и животных или выделяются из клинического материала от больных людей.

Наиболее хорошо изученный и практически важный вид из порядка Filobasidiales — *Filobasidiella neoformans*, более известный в анаморфной стадии — *Cryptococcus neoformans*. Для него характерно образование на нитевидной базидии коротких цепочек мелких (1—3 мкм) базидиоспор. Этот вид патогенен как для человека, так и для животных (кроме птиц) и вызывает тяжелое заболевание, называемое криптококкозом. Возбудитель распространен в птичьем помете и загрязненных им почвах зон умеренного климата; в тропиках и субтропиках известна его разновидность, ассоциированная с эвкалиптами. Заражение происходит мелкими базидиоспорами гриба через дыхательные пути. Криптококкоз представляет серьезную проблему в последние годы в связи с его распространением у людей с ослабленным иммунитетом вследствие применения иммунодепрессантов или ВИЧ-инфекции.

## *Подкласс гомобазидиомицеты (Homobasidiomycetidae)*

К подклассу гомобазидиомицеты принадлежат грибы, образующие гомобазидии, обычно булавовидные или цилиндрические. Базидиоспоры всегда прорастают ростковой трубкой, репетивное прорастание или почкование базидиоспор не наблюдается. Из базидиоспор развивается гаплоидный первичный мицелий, существующий непродолжительное время, а после дикариотизации в результате образования анастомозов или иным путем развивается дикариотический мицелий, часто многолетний, на котором образуются плодовые тела с базидиями (см. рис. 270). Таким образом, гаплоидная и дикариотическая фазы развития этих грибов мицелиальные.

Большинство гомобазидиомицетов гетероталличны, среди них есть также первично- и вторично-гомоталличные виды. Система генетического контроля гетероталлизма у грибов этого подкласса может быть как однофакторной, так и двухфакторной, однако только в этой группе широко распространен двухфакторный многоаллельный гетероталлизм, определяемый двумя локусами с многочисленными аллелями в каждом из них.

Септы в мицелии грибов этой группы долипоровые, с перфорированными парентесомами (см. рис. 269, *Д*), только у отдельных групп отмечены отклонения от типа (например, неперфорированные парентесомы у многих гименохетовых — Hymenochaetales).

На дикариотическом мицелии многих гомобазидиомицетов имеются пряжки (см. рис. 271), у других они отсутствуют. Мицелий часто образует мицелиальные тяжи и ризоморфы, обеспечивающие быстрое распространение грибов в почве и подстилке и поиск подходящего субстрата, выполняющие проводящие и защитные функции. У немногих видов образуются склероции, из которых развиваются плодовые тела (например, у видов рода тифула — *Typhula* из группы афиллофороидных грибов, или у *Collybia* из агарикоидных).

Базидии всегда формируются на поверхности или внутри плодовых тел (базидиом), крайне разнообразных по размерам и морфологии. Выделяют два типа плодовых тел: гимениальные и гастеральные.

***Гимениальный тип.*** Базидии образуют гимений на поверхности базидиом, покрывая или всю поверхность, или чаще специализированную его часть — гименофор. Гимений может закладываться открыто с самого начала (гимнокарпный тип развития базидиом) либо сначала гименофор или вся базидиома прикрыты покровными структурами, называемыми частным и общим покрывалами (см. рис. 311). К моменту созревания базидиоспор покрывало разрывается или исчезает и открывает гименофор. Этот тип развития базидиом называют гемиангиокарпным. Базидиоспоры, образующиеся на базидиомах гимениального типа, расположены на базидиях апикально и всегда отбрасываются активно, т.е. являются баллистоспорами.

***Гастеральный тип.*** Базидии образуются внутри базидиомы разрозненно или в гимении, расположенном на поверхности камер. Базидиомы имеют оболочку — перидий — и закрыты до полного созревания базидиоспор. Этот тип развития базидиом называют ангиокарпным. Базидиоспоры формируются на базидии апикально и латерально и освобождаются пассивно, т.е. представляют статисмоспоры.

Гомобазидиомицеты широко распространены в наземных экосистемах во всех природных зонах земного шара, немногие из них вторично перешли к обитанию в водной среде (например, гастеромицет *Nia vibrissea*). Представители этого подкласса — обычные обитатели лесов, лугов, степей, пустынь и полупустынь.

Большинство гомобазидиомицетов — сапротрофы, развивающиеся на древесине, опаде и различных растительных остатках, а также в почве. Сапротрофные гомобазидиомицеты — важнейшая группа грибов-деструкторов органических остатков растительного происхождения, содержащих стойкие лигно-целлюлозные комплексы. Они входят в состав нескольких экологических групп грибов.

Ксилотрофы обитают на мертвой древесине, играя ведущую роль в ее разложении. Они поселяются в лесах на свежей или полуразложившейся древесине, в том числе и погребенной в почве, некоторые виды могут разрушать обработанную древесину в постройках или других сооружениях (например, так называемые «домовые грибы» — *Serpula lacrymans* и *Coniophora puteana*, а также *Gloeophyllum sepiarium*. Представители этой экологической группы выделяют ферменты, разрушающие целлюлозу (целлюлазы и ксиланазы) и лигнин (различные окислительно-восстановительные ферменты: оксидазы, например пероксидаза, лакказа и др.) — основные компоненты одревесневших клеточных стенок растений.

В зависимости от образования тех или иных ферментов ксилотрофные грибы вызывают разные типы гнилей древесины. Целлюлозоразрушающие грибы, не образующие оксидаз, вызывают деструктивную, или бурую, гниль. Такая древесина легко крошится и изменяет окраску на красноватую или бурую. Грибы, образующие оксидазы, разрушают лигнин и вызывают белую гниль, при развитии которой древесина белеет, становится волокнистой, мягкой, часто расслаивается.

В процессе разложения древесины обычно участвуют несколько групп грибов, последовательно сменяющих друг друга. В эту экологическую группу входит большинство афиллофороидных гомобазидиомицетов, а также многие агарикоидные (например, многие строфориевые — Strophariaceae, все виды из семейства

Pleurotaceae) и гастероидные представители подкласса (представители порядка нидуляриевые — Nidulariales, некоторые дождевики, например *Lycoperdon pyriforme*).

Подстилочные сапротрофы распространены на опаде в лесах и на ветоши в безлесных экосистемах (степях, лугах и т.п.). Их мицелий распространяется в подстилке на отмерших частях растений (опавших листьях, остатках травянистых растений). Эта группа осуществляет в экосистемах, особенно лесных, очень важную функцию — первичное разложение опада, ежегодно в больших количествах поступающего в лесную подстилку. К этой группе принадлежат многочисленные агарикоидные грибы, а также некоторые афиллофороидные и гастероидные гомобазидиомицеты.

Мицелий гумусовых сапротрофов развивается преимущественно в верхнем гумусовом горизонте почвы, богатом органическими веществами. К этой группе принадлежат, например, многие виды из семейства агариковые (Agaricaceae) из родов шампиньон (*Agaricus*), зонтики (*Lepiota* и *Macrolepiota*), почвенные гастероидные гомобазидиомицеты и др.

Некоторые гомобазидиомицеты развиваются на субстратах, необычных для большинства представителей этой группы. Так, копротрофные грибы (преимущественно агарикоидные виды из семейства навозниковые — Coprinaceae) обитают на навозе травоядных животных. Немногочисленные карбофильные виды можно обнаружить на кострищах, местах пожаров, обугленной древесине (например, агарикоидные грибы *Pholiota carbonaria* и *Tephrocybe anthracophila*).

Симбиотрофные гомобазидиомицеты образуют эктотрофные микоризы с многочисленными деревьями, являясь одной из важнейших групп в микобиоте лесных экосистем (см. с. 284—287). Большинство микоризообразующих грибов принадлежит к агарикоидным базидиомицетам, среди которых есть порядки, представленные исключительно или преимущественно симбиотрофами, например сыроежковые (Russulales) и болетовые (Boletales). Многочисленные симбиотрофы есть и в порядке агариковые (Agaricales), например виды из родов *Tricholoma, Cortinarius*, *Amanita* и др. В меньшей степени симбиотрофия распространена в группах афиллофороидных, например у лисички (*Cantharellus cibarius*), и гастероидных гомобазидиомицетов, например у видов из родов *Scleroderma, Pisolithus, Rhizopogon*.

Паразиты среди гомобазидиомицетов относительно немногочисленны. К ним относятся виды, развивающиеся на живых деревьях, заражение которых происходит через корневую систему или повреждения на стволах и ветвях. В результате заражения развиваются стволовые и корневые гнили, приводящие через несколько лет к гибели дерева. Эта группа включает как афиллофороидные грибы, например виды рода *Phellinus*, корневая губка (*Heterobasidion annosum*), так и некоторые агарикоидные, например сборный вид осенний опенок (*Armillaria mellea*). Микопаразиты, или микофильные грибы, паразитируют на других гомобазидиомицетах. Эта небольшая группа включает несколько видов агарикоидных грибов из родов *Asterophora*, развивающихся на плодовых телах сыроежек, *Collybia* (на разных агарикоидных грибах) и *Pseudoboletus parasiticus* (на видах рода *Scleroderma*).

Значение гомобазидиальных грибов в жизни и хозяйственной деятельности человека разнообразно и многопланово. Многие представители этой группы — распространенные съедобные грибы, широко собираемые населением в разных регионах России и в других странах. Несколько видов выращивают в культуре. Наиболее широко культивируют во многих странах мира шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*). По объему промышленного производства на втором месте после шампиньона находится ксилотроф вешенка (*Pleurotus ostreatus*). В странах Юго-Восточной Азии традиционно распространена культура некоторых грибов, например сиитаке — *Lentinula edodes*. Культивируемые грибы приобретают все большую популярность в связи с ухудшением экологической обстановки и повышением уровня загрязнений среды в некоторых регионах и связанной с этим опасностью накопления в грибах из природных экосистем токсических соединений.

Грибы, активно разрушающие целлюлозу и лигнин, могут быть использованы для переработки отходов сельскохозяйственных и других производств.

Важное направление исследований гомобазидиомицетов — поиск у них биологически активных соединений различного действия. Так, некоторые афиллофороидные и агарикоидные грибы образуют полисахариды и другие соединения, которые обладают иммуномодулирующими свойствами, антибактериальной и противовирусной активностью, могут быть использованы при лечении рака, способны ингибировать синтез холестерина и др. К ним относятся, например, *Lentinula edodes*, *Ganoderma lucidum*, *Flammulina velutipes*, *Inonotus obliquus*, *Pleurotus ostreatus*, некоторые виды рода *Coprinus* и др.

Вред, причиняемый представителями гомобазидиомицетов, связан в первую очередь со способностью некоторых из них паразитировать на растениях, прежде всего на деревьях, вызывая их гибель, а также с повреждением и разрушением некоторыми ксилотрофными сапротрофами древесины в различных постройках, крепежного леса и т.д. Плодовые тела многих агарикоидных базидиомицетов содержат токсины и могут вызывать серьезные отравления при употреблении их в пищу.

Первая научная **система гомобазидиомицетов** была разработана Э. Фризом (Fries, 1821, 1874). Она была основана на макроморфологических признаках плодовых тел. Соответственно типам плодовых тел гомобазидиомицеты были разделены на группы гименомицетов и гастеромицетов («Hymenomycetes» и «Gasteromycetes»). В свою очередь «Hymenomycetes» на основании типа гименофора (пластинчатый, трубчатый, шиповидный или гладкий) и формы плодовых тел подразделялись на шесть семейств. В 1900 г. Н. Патуйяр (Patouillard, 1900) отметил гетерогенность группы гименомицетов и выделил два порядка: афиллофоровые (Aphyllophorales), с гименофором разнообразного строения (от гладкого до трубчатого, но не пластинчатого), и агариковые, или пластинниковые (Agaricales), преимущественно с пластинчатым гименофором. В группе гастеромицеты также выделяли в разное время разное число порядков.

По мере накопления знаний и расширения круга таксономических критериев во второй половине XX в. стало очевидным, что гомобазидиомицеты представ-

ляют крайне гетерогенную группу, включающую несколько эволюционных линий, причем во многих из них представлены как гимениальные, так и гастеральные виды (Kühner, 1980; Singer, 1986; и др.). Уже в системе Р. Эйма (Heim, 1934) в отдельные таксоны системы агариковых грибов были введены родственные им гастеромицеты.

Было установлено, что тип гименофора, один из ведущих признаков в системе Э. Фриза, не может служить надежным таксономическим критерием. Сходные типы могут наблюдаться в разных эволюционных ветвях, в то же время они могут быть достаточно разнообразны в одной эволюционной линии. Поэтому классификация гомобазидиомицетов представляет одну из сложнейших проблем современной систематики базидиомицетов.

В 90-х гг. прошлого века и в начале XXI в. появились многочисленные исследования по молекулярной филогении гомобазидиомицетов, подтвердившие неоднократное возникновение гастерального типа плодовых тел в эволюции группы и наличие в этой группе по крайней мере восьми хорошо ограниченных эволюционных ветвей (клад) (Hibbett, Thorn, 2001; Binder, Hibbett, 2002; Lutzoni et al., 2004; рис. 297). Четыре из них включают грибы как с гимениальным, так и с гастеральным типом плодовых тел. В соответствии с этими кладами некоторые микологи выделяют сейчас порядки в подклассе гомобазидиомицеты (например, в последнем издании Словаря Дж. Эйнсворта и Г.Р. Бисби — Dictionary of the fungi, Kirk et al., 2001).

В современной микологической литературе гетерогенные сборные группы гомобазидиомицетов, соответствующие порядкам системы Н. Патуйяра Aphyllophorales и Agaricales и группе гастеромицетов, называют соответственно афиллофороидными, агарикоидными и гастероидными грибами. Эти названия подчеркивают, что группы объединяют грибы только по типам базидиом и признакам сходства в их макроморфологии, а не на основании их родства. В современной системе представители двух или всех трех групп могут входить в один порядок.

Афиллофороидные и агарикоидные гомобазидиомицеты имеют гимениальный тип строения плодовых тел, поэтому они ранее обычно объединялись в группу гименомицеты*. На поверхности их плодовых тел образуется гимений — плотный палисадный слой, состоящий из базидий и стерильных элементов — базидиол, гифид (окончаний гиф) и часто цистид (рис. 298), а у некоторых групп — щетинок. Базидии — типичные для гомобазидиомицетов одноклеточные гомобазидии, цилиндрические или булавовидные. Базидиолы напоминают по форме базидии, они придают упругость гимению и разделяют базидии, предохраняя базидиоспоры от слипания. В гимении часто присутствуют цистиды разнообразной формы, выступающие над гимением и защищающие его от соприкосновения с другими поверхностями. Гимений образуется непосредственно на поверхности плодового тела, но чаще на специализированной его структуре — гименофоре разнообразного строения.

---

* Общее название *гименомицеты* для групп агарикоидных и афиллофороидных грибов сейчас используется редко, отчасти потому, что в упоминавшейся выше (см. с. 404) системе базидиомицетов Э. Сванна и Дж. Тейлора выделяется класс гименомицеты — (Hymenomycetes), не соответствующий по объему этой группе.

- ПОЛИПОРОИДНЫЕ
- ЭУАГАРИКОВЫЕ
- БОЛЕТОИДНЫЕ
- РУССУЛОИДНЫЕ
- ГИМЕНОХЕТОИДНЫЕ
- ТЕЛЕФОРОИДНЫЕ
- КАНТАРЕЛЛОИДНЫЕ
- ГОМФОИДНО-ФАЛЛОИДНЫЕ

**Рис. 297.** Филогения гомобазидиомицетов (схема по Hibbett, Binder, 2002)

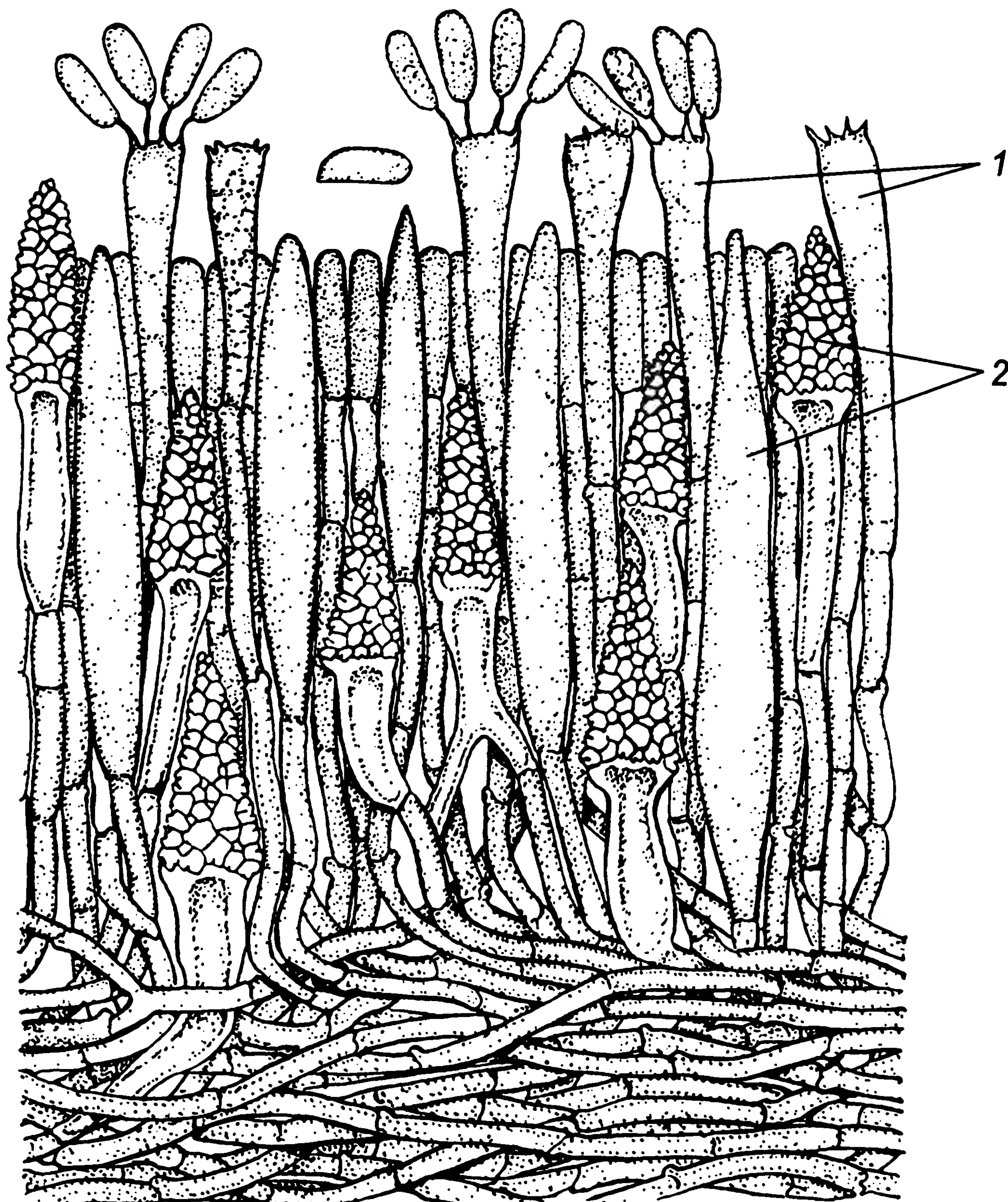



**Рис. 298.** Гимений базидиомицетов.
*1* — базидии, *2* — цистиды

Базидиомы у афиллофороидных и агарикоидных грибов имеют разнообразное строение — от распростертых по субстрату, паутинистых или пленчатых корочек до дифференцированных на шляпку и ножку. Их развитие происходит по-разному. Базидиомы, состоящие из шляпки и ножки, обычно развиваются в две стадии: сначала происходит дифференциация зачатка базидиомы — примордия, а затем в стадию растяжения — рост базидиомы. У базидиом других типов развитие происходит постепенно или ритмично, без стадии дифференциации. Гименофор располагается на верхней поверхности у распростертых плодовых тел, но чаще на нижней стороне плодовых тел, имеющих вид отогнутых боковых шляпок, копытообразную форму, состоящих из шляпки с центральной или боковой ножкой, и т.п.

Гименофор разнообразен по строению. Он может быть гладким (в разных семействах афиллофороидных грибов, например у сборной группы рогатиковых грибов), складчатым (в виде складок на поверхности плодового тела, например в семействе кониофоровые — Coniophoraceae), шиповатым (в виде шипов, зубцов или изрезанных зубчатых пластинок), трубчатым (в виде трубочек, на внутренней поверхности которых расположен гимений, у многих афиллофороидных грибов и представителей порядка болетовые — *Boletales* — из агарикоидных грибов) и пластинчатым (в виде пластинок, радиально расположенных на нижней стороне

шляпки, у большинства агарикоидных грибов). Существуют многочисленные вариации основных форм гименофора, например лабиринтообразный гименофор (у дубовой губки — *Daedalea quercina*), близкий к трубчатому, или анастомозирующие пластинки у некоторых представителей порядка Boletales.

Образование гименофора значительно увеличивает поверхность базидиомы, несущую гимений, а следовательно, и общую продукцию базидиоспор. У многих афиллофороидных с гладким гименофором наблюдается обильное ветвление базидиом, также увеличивающее общую площадь гимения (см. рис. 306).

Стерильная мякоть (***трама***) плодового тела состоит из рыхлого или плотного переплетения гиф разнообразного строения и выполняющих разные функции. Различают три типа гиф (рис. 299, *А*): ***генеративные гифы*** тонкостенные, часто

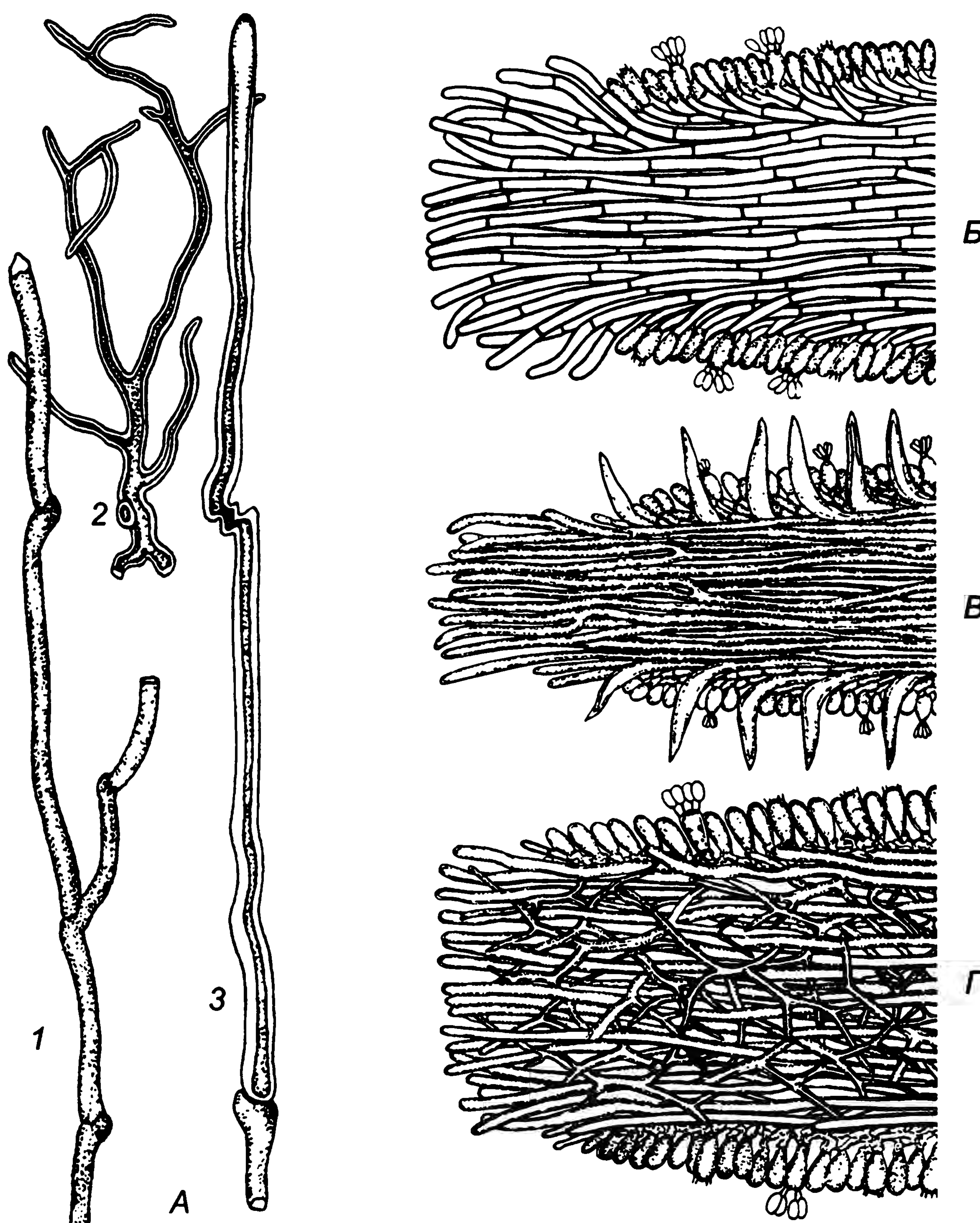



**Рис. 299.** Типы гифальных систем гомобазидиомицетов.

*А* — типы гиф: *1* — генеративные, *2* — связывающие, *3* — скелетные; *Б* — мономитическая, *В* — димитическая, *Г* — тримитическая гифальные системы

с пряжками, образуют базидии и некоторые стерильные элементы гимения; ***скелетные гифы*** толстостенные, почти не ветвящиеся и обычно не образующие пряжек, выполняют механические функции; ***связывающие гифы*** толстостенные, почти не имеющие просвета, сильноразветвленные и оплетающие другие гифы. Генеративные гифы присутствуют в базидиомах всех гименомицетов, а остальные типы есть только у отдельных их групп.

В зависимости от присутствия в ткани базидиом тех или иных типов гиф разграничивают три основных типа ***гифальных систем*** (рис. 299, *Б—Г*). В ***мономитической*** гифальной системе присутствуют только генеративные гифы; она характерна для всех агарикоидных грибов и многих афиллофороидных, имеющих базидиомы относительно мягкой консистенции. ***Димитическая*** гифальная система состоит из генеративных и скелетных гиф, а ***тримитическая*** — из всех трех типов гиф. Две последние гифальные системы распространены у афиллофороидных грибов с базидиомами кожистой или деревянистой консистенции.

В базидиомах некоторых грибов имеются гифы, содержащие млечный сок (например, у рода млечник — *Lactarius*) или смолы (некоторые трутовые грибы). Часто базидиома сверху покрыта кожицей (например, шляпки агарикоидных грибов) или коркой, имеющими разнообразную окраску.

Базидии обычно с 4, реже с 2, 6 или 8 базидиоспорами. Базидиоспоры бесцветные или разнообразно окрашенные (от кремовых или желтоватых до черных), шаровидные, эллипсоидные или цилиндрические, иногда угловатые, с гладкой или орнаментированной клеточной стенкой (точечные, бородавчатые, шиповатые и т.п.).

Перечисленные микроскопические признаки широко используются в таксономии афиллофороидных и агарикоидных грибов.

### Афиллофороидные базидиомицеты

К гетерогенной группе афиллофороидных базидиомицетов относят грибы с гименофором разнообразного строения, но, как правило, не пластинчатым, ранее объединявшиеся в порядок афиллофоровые (Aphyllophorales).

Плодовые тела у представителей этой группы крайне разнообразны как по внешнему виду, так и по микроскопическому строению.

Распростертые, или ресупинатные, плодовые тела состоят из слоя переплетенных гиф — подстилки и расположенного на ней гименофора. У многих видов гименофор гладкий, но может также быть складчатым, шиповидным и даже трубчатым. Такие плодовые тела часто малозаметны.

Прямостоящие плодовые тела могут иметь цилиндрическую или булавовидную форму или вид разветвленных кустиков. Часто такое плодовое тело имеет заметную стерильную ножку, а остальная его часть полностью покрыта гимением. Такие плодовые тела имеют, как правило, хрящеватую или мясистую консистенцию.

Плодовые тела в виде шляпок, прикрепленных к субстрату боком, или с боковой ножкой, выраженной в разной степени, могут иметь самую разнообразную форму — полукруглую, почковидную, вееровидную, подушковидную или

копытовидную — и разную толщину. За немногими исключениями они имеют жесткую консистенцию — от кожистой до деревянистой или пробковидной. Часто встречаются переходные формы от ресупинатных плодовых тел к боковым шляпкам. Гименофор у таких плодовых тел может иметь разнообразное строение.

Плодовые тела в виде шляпки с центральной или эксцентрической ножкой, обычные для агарикоидных базидиомицетов, встречаются и у некоторых афиллофороидных. Нижняя сторона их шляпки покрыта гладким гимением или несет гименофор различного строения — шиповидный, складчатый или трубчатый. Такие плодовые тела имеют консистенцию от мясистой до жесткой.

Как макроморфология плодовых тел, так и строение гименофора широко варьируют в пределах порядков и семейств современной системы афиллофороидных базидиомицетов, а также могут иметь конвергентное сходство в разных, даже филогенетически далеких таксонах. Поэтому при построении системы этой группы широко используются многочисленные микроморфологические признаки, например тип гифальной системы, окраска, орнаментация и другие признаки базидиоспор и т.д.

Афиллофороидные грибы — вторая после агарикоидных по количеству видов группа гомобазидиомицетов, включающая около 3000 видов. Система этой группы активно разрабатывается, разные авторы выделяют разное число порядков, представляющих, с их точки зрения, эволюционные ветви гомобазидиомицетов. Не анализируя многочисленные современные системы этой группы, мы принимаем 5 порядков, соответствующих 5 эволюционным ветвям гомобазидиомицетов, подтвержденным данными молекулярной филогенетики (см. рис. 297). Эти порядки приняты в последнем, 9-м издании Словаря Дж. Эйнсворта и Г.Р. Бисби (Kirk et al., 2001) и в ряде вышедших в последние годы публикаций. Ниже дается характеристика трех из этих порядков.

## ПОРЯДОК ПОЛИПОРОВЫЕ (POLYPORALES)

Порядок полипоровые — центральная группа афиллофороидных грибов. К полипороидной ветви принадлежит большинство изученных видов этой группы. Полипоровые — разнообразная и, несомненно, гетерогенная группа, что было показано как классическими методами (например, работами М.А. Донка — Donk, 1961, 1964), так и молекулярными методами С. Хиббетом и М. Донохью (Hibbett, Donoghue, 1995) и многими другими исследователями.

В этом порядке известны все существующие у афиллофороидных типы плодовых тел и гименофора. В нем преобладают ксилотрофы, но есть и представители, обитающие в почве как гумусовые или подстилочные сапротрофы. Некоторые виды из этого порядка — паразиты на деревьях (на стволах, реже на корнях).

Порядок полипоровые включает до 30 семейств, некоторые из них также полифилетичны, например семейство кортициевые.

- **Семейство кортициевые (Corticiaceae).** Плодовые тела представителей этого крупного семейства имеют очень простое макроскопическое строение и часто

малозаметны. Обычно они имеют вид тонких распростертых пленок паутинистой, кожистой, иногда мясистой консистенции. Гименофор у большинства видов гладкий, но у некоторых бородавчатый, шиповидный, очень редко складчатый; есть отдельные виды с трубчатым гименофором. Плодовые тела кортициевых обычно обладают положительным геотропизмом, поэтому их гимений ориентирован вниз. Они часто развиваются на нижней стороне валежных стволов и ветвей.

В гимении представителей этого семейства часто присутствуют цистиды разнообразной формы и гифиды. Базидии у большинства видов 4-споровые, но встречаются и 6—8-споровые базидии.

Большинство кортициевых — ксилотрофы, обитающие на валеже, пнях, обработанной древесине, в лесной подстилке. Они вызывают как белую, так и бурую гниль древесины. Некоторые виды из этого семейства, обитающие в почве, образуют микоризу. Представители семейства широко распространены в природе в разных регионах земного шара.

Семейство кортициевые — полифилетичная группа, включающая наряду с примитивными формами, имеющими простые базидиомы, вторично упрощенные. В современной системе подразделяется на ряд самостоятельных семейств.

Из практически важных для человека представителей выделенного из кортициевых семейства фанерохетовые (Phanerochaetaceae) можно назвать *Phlebiopsis gigantea* (рис. 300). Этот вид образует широко распростертые белые или сероватые базидиомы восковатой или хрящеватой консистенции на валежной древесине хвойных; иногда он встречается как «домовый гриб» на обработанной древесине. Этот вид является антагонистом опасного паразита хвойных деревьев — корневой губки (*Heterobasidion annosum*) и может применяться для защиты леса.

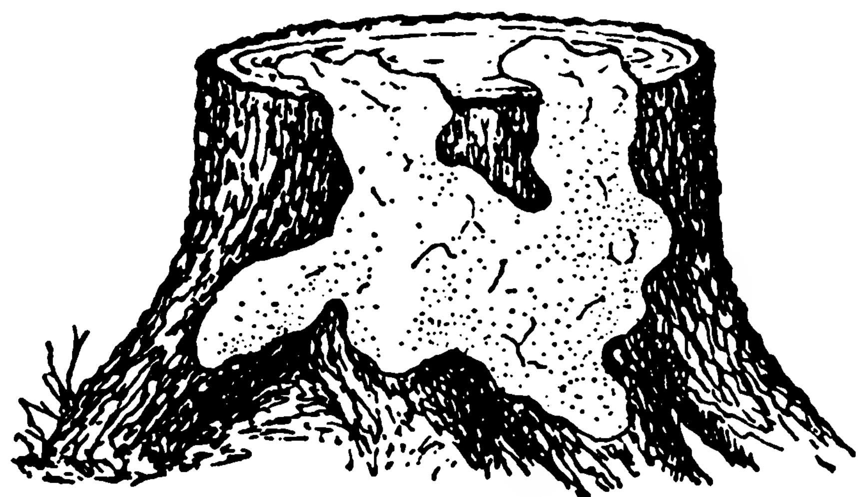


**Рис. 300.** *Phlebiopsis gigantea*

Вид *Phanerochaete chrysosporium*, активный разрушитель лигнина, используют в биотехнологии для биодеструкции лигнина при переработке сырья для производства целлюлозы, а также при получении кормового белка.

■ **Семейство трутовиковые, или пориевые (Poriaceae).** Семейство пориевые объединяет большую часть видов афиллофороидных грибов, называемых трутовыми грибами, или трутовиками. Эта сборная группа включает афиллофороидные грибы из разных семейств и даже порядков современной системы группы (семейства Poriaceae, Ganodermataceae, порядок Hymenochaetales с семейством Hymenochaetaceae и др.) с трубчатым или производным от него гименофором. Названные грибы являются ксилотрофами, вызывающими гнили древесины. Семейство пориевые полифилетично и в современной системе часто подразделяется на ряд самостоятельных семейств.

Плодовые тела представителей семейства пориевые разнообразны по форме: распростертые, распростерто-отогнутые или сидячие почковидные, шляпковидные и копытообразные; их консистенция — от тонкокожистой до деревянистой.

Распростерто-отогнутые плодовые тела различны: их отогнутая часть может иметь вид тонких раковинообразных шляпок, часто расположенных в виде черепицы, или быть толстой, копытообразной и деревянистой. Плодовые тела положительно геотропичны: их гименофор всегда ориентируется вниз, что облегчает распространение базидиоспор. Особенно хорошо это заметно в тех случаях, когда многолетние плодовые тела начинают развиваться на вертикально стоящем стволе дерева и продолжают рост после его падения.

Ткань плодовых тел в этом семействе, как правило, имеет светлую окраску — белую, желтоватую, розоватую или буроватую. Лишь у немногих видов она бурая, яркоокрашенная — красная или оранжевая. Поверхность шляпки часто покрыта коркой или кожицей, а при их отсутствии она бывает голой или в разной степени опушенной либо щетинистой. Часто на шляпке есть характерная зональность.

Гименофор у большинства пориевых трубчатый, состоящий из сросшихся боками трубочек с ровным или расщепленным краем. Лабиринтообразный (*Daedalea quercina*) и пластинчатый (роды *Lenzites, Gloeophyllum* и др.) гименофоры пориевых считают производными от трубчатого.

Плодовые тела у представителей семейства однолетние или многолетние. У многолетних плодовых тел трубчатый гименофор ежегодно нарастает, образуя новые слои.

Базидиоспоры — от шаровидных до цилиндрических, обычно с тонкими стенками, без орнаментации, неокрашенные.

Большинство пориевых — ксилотрофы, обитающие на мертвой древесине (на пнях, валежной древесине, сухостое) и вызывающие ее бурую и белую гнили. На живых деревьях развиваются немногие виды из этого семейства, например корневая губка (*Heterobasidion annosum*), опасный паразит хвойных (сосны, пихты, ели и др.)*.

Наиболее распространен и хорошо всем известен настоящий трутовик (*Fomes fomentarius*) (рис. 301, *А*). Он образует многолетние бурые или серые копытообразные плодовые тела, покрытые серой коркой, на пнях, валежных и сухостойных стволах березы и других лиственных деревьев. Очень редко его можно встретить и на живых березах. Ткань плодового тела у этого вида, в отличие от большинства пориевых, имеет рыжеватую или рыжевато-бурую окраску.

У видов рода фомитопсис (*Fomitopsis*) плодовые тела также многолетние, копытообразные, с ежегодно нарастающим гименофором и светлоокрашенной тканью. Как и предыдущий вид, они растут преимущественно на мертвой древесине, иногда — на живых ослабленных деревьях, вызывая бурую гниль. Широко распространен окаймленный трутовик (*Fomitopsis pinicola*) (рис. 301, *Б*), обычный обитатель мертвой древесины хвойных и лиственных пород в лесах умеренной зоны. Изредка этот вид можно обнаружить на живых деревьях, где он развивается как раневой паразит. Гриб образует крупные деревянистые копытообразные плодовые тела с характерной оранжево-красной каймой; в центре поверхность более темная, до темно-бурой и черной. В пораженной древесине обычно развиваются мицелиальные пленки гриба.

* На основании молекулярных данных некоторые микологи исключают род *Heterobasidion* из порядка Polyporales.

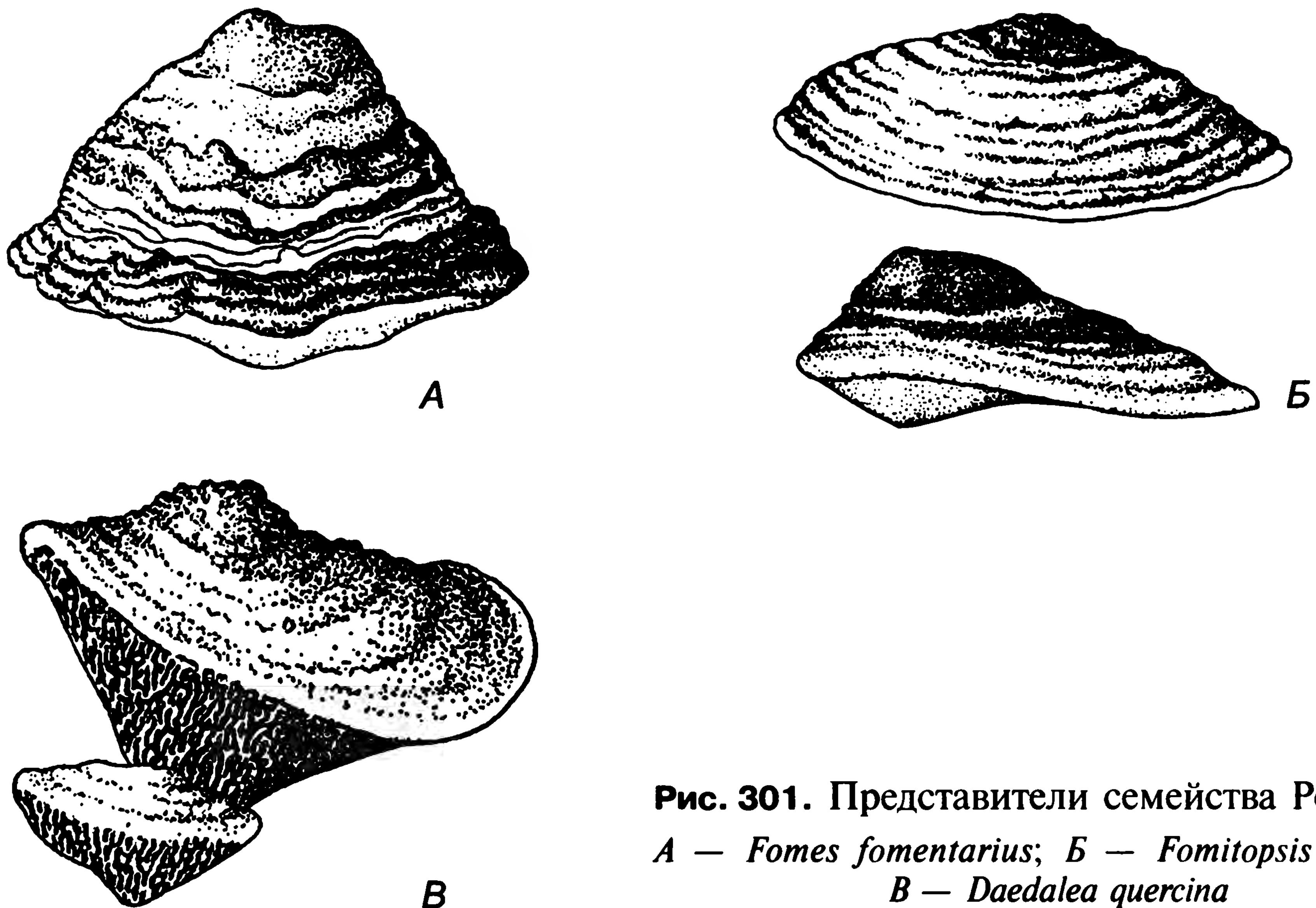



**Рис. 301.** Представители семейства Poriaceae.
*А — Fomes fomentarius*; *Б — Fomitopsis pinicola*; *В — Daedalea quercina*

Плодовые тела грибов рода дедалея (*Daedalea*) имеют характерный лабиринтообразный гименофор в виде анастомозирующих складок, образующих крупные ячейки разного размера (рис. 301, *В*). Виды этого рода обитают на пнях, сухостое, валежнике и обработанной древесине. Повсеместно на мертвой древесине широколиственных деревьев, особенно часто дуба, встречается дубовая губка (*Daedalea quercina*), вызывающая их бурую гниль.

Заборный гриб (*Gloeophyllum sepiarium*) часто встречается на пнях и валежнике хвойных деревьев и на обработанной древесине — заборах, сваях и др. В помещениях он может развиваться и как домовый гриб. Вызывает бурую гниль древесины. Этот вид образует довольно тонкие пробковидно-кожистые прикрепленные боком шляпки с пластинчатым гименофором. Поверхность шляпок гриба темно-коричневая, зональная, у основания бугристая.

■ Семейство ганодермовые (Ganodermataceae). К семейству ганодермовые относят трутовые грибы, имеющие крупные плодовые тела в виде шляпок с боковой ножкой или сидячих. Шляпка покрыта очень характерной блестящей или матовой коркой. Плодовые тела обычно одно-двухлетние, редко многолетние. Ткань плодовых тел светлоокрашенная, пробковая или пробково-деревянистая; гифальная система тримитическая, с древовидно разветвленными на концах скелетными гифами. На мицелии есть пряжки. Необычны базидиоспоры представителей этого семейства: они шаровидные или эллипсоидные, с двухслойной стенкой. Внутренний слой стенки (эндоспорий) окрашен и имеет бородавчатую орнаментацию, наружный слой (эписпорий) бесцветный и гладкий, с погруженной в него орнаментацией эндоспория.

Представители этого семейства — ксилотрофы, обитающие в основном на мертвой древесине. Преимущественно тропические виды. Вызывают белую гниль древесины.

Род ганодерма (*Ganoderma*) включает виды с многолетними или однолетними плоскими плодовыми телами, ткань которых имеет рыжеватую или коричневую окраску. Плоский трутовик (*Ganoderma applanatum*) (рис. 302, вверху) образует крупные многолетние плоские плодовые тела коричнево-шоколадного цвета на пнях и мертвой древесине многих лиственных, реже — хвойных деревьев, изредка — на живых деревьях. Вид широко распространен во всех природных зонах.

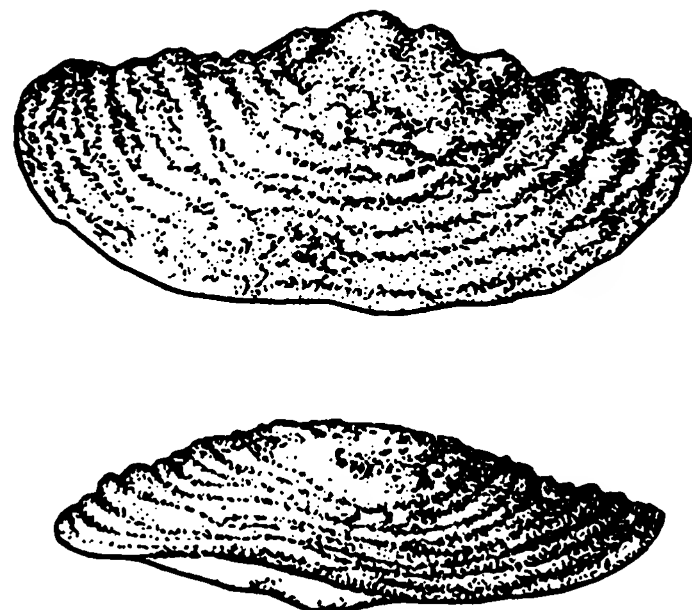


**Рис. 302.** Виды рода *Ganoderma*

Лакированный трутовик (*G. lucidum*) (рис. 302, внизу) распространен преимущественно в южных регионах, хотя встречается и в лесах умеренной зоны на мертвой древесине многих, чаще широколиственных деревьев. Иногда развивается у основания стволов ослабленных деревьев как паразит. В отличие от плоского трутовика его плодовые тела всегда имеют длинную боковую ножку. У этого вида обнаружены два типа базидиоспор, распространяющихся разными путями. Базидиоспоры, формирующиеся в начале, переносятся насекомыми, а более поздние — воздушными течениями, как у всех афиллофороидных грибов. Из лакированного трутовика изолированы соединения, обладающие иммуномодулирующим действием и перспективные для применения в медицине.

■ **Семейство полипоровые (Polyporaceae).** Небольшое семейство полипоровые объединяет афиллофороидные грибы с однолетними или зимующими плодовыми телами, имеющими центральную, эксцентрическую или зачаточную ножку и белую или светлоокрашенную ткань с кожисто-волокнистой, кожистой, жестко-мясистой или пробково-кожистой консистенцией. Гифальная система мономитическая или амфимитическая, состоящая из генеративных и связывающих гиф. Гименофор трубчатый, всегда однослойный, не отделяющийся от ткани плодового тела. Представители этого семейства — ксилотрофы, вызывающие бурую или белую гниль.

К роду полипорус (*Polyporus*) принадлежат виды, плодовые тела которых всегда имеют боковую, эксцентрическую или центральную ножку и жестко-мясистую или волокнистую ткань. Базидиоспоры цилиндрические или веретеновидные, крупные. Чешуйчатый трутовик (*P. squamosus*) развивается на мертвых или живых стволах широколиственных деревьев, образуя крупные плодовые тела с растрескивающейся на чешуйки кожицей. Вызывает белую гниль древесины. Плодовые тела этого вида съедобны.

К этому же роду относится трутовик разветвленный (*P. umbellatus*) (рис. 303). Плодо-

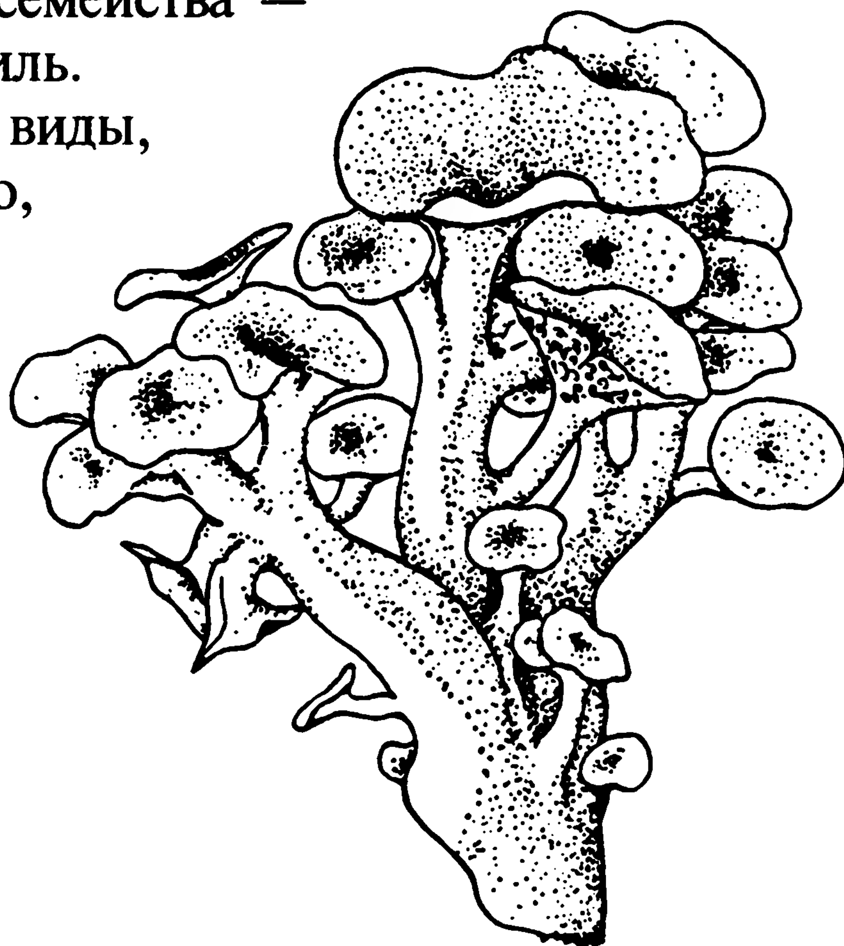


**Рис. 303.** *Polyporus umbellatus*

вые тела этого вида достигают 50 см в диаметре и состоят из многочисленных разветвленных ножек со шляпками (до 200), объединенных в основании в общую клубневидную ножку. Обитает как сапротроф на погребенной древесине, иногда паразитирует на корнях и у основания стволов деревьев, преимущественно широколиственных. Хороший съедобный гриб. Этот редкий вид включен в Красную книгу России и в региональные Красные книги.

## ПОРЯДОК ГИМЕНОХЕТОВЫЕ (HYMENOCHAETALES)

Представители порядка гименохетовые — трутовые грибы, хорошо отличающиеся от ранее перечисленных семейств комплексом морфологических признаков. По данным молекулярной филогенетики, они образуют самостоятельную, хорошо ограниченную эволюционную ветвь (см. рис. 297).

Плодовые тела гименохетовых и их ткань имеют бурую окраску, под действием раствора KOH приобретают темно-бурый или черный цвет. Форма плодовых тел разнообразна — от распростертых до дифференцированных на шляпку и ножку. Гименофор также различный: гладкий (род *Hymenochaete*), лабиринтовидный, но у большинства видов трубчатый. Гифальная система у большинства видов, имеющих однолетние плодовые тела, мономитическая. Виды рода феллинус (*Phellinus*) образуют многолетние плодовые тела с димитической гифальной системой.

В гимении гименохетовых всегда присутствуют щетинки. Базидиоспоры имеют гладкую стенку, окрашенные. Пряжки на мицелии отсутствуют.

Этот порядок отличается от ранее упоминавшихся афиллофороидных грибов также проявляющейся у многих его видов тенденцией к паразитизму на деревьях и относительно узкой специализацией в отношении растений-хозяев. Например, ложный осиновый трутовик (*P. tremulae*) паразитирует на осине, ложный трутовик (*P. igniarius*) (рис. 304) и трутовик скошенный (*Inonotus obliquus*) — на березе, сосновая губка (*P. pini*) — на соснах. Другие представители гименохетовых развиваются как сапротрофы на мертвой древесине, например *Onnia tomentosa*. Некоторые виды, в частности сухлянка (*Coltricia perennis*), растет на почве, иногда на погребенной и сильно разрушенной древесине. Все представители порядка вызывают белую гниль.

*I. obliquus* образует на березах в разрывах коры и в местах других повреждений наросты неправильной формы с черной поверхностью, с изрезанной глубокими трещинами. Это стерильная (не образующая сформированных плодовых тел с гименофором) форма гриба, которую называют чагой. Из чаги получают препараты, используемые в медицинской практике.

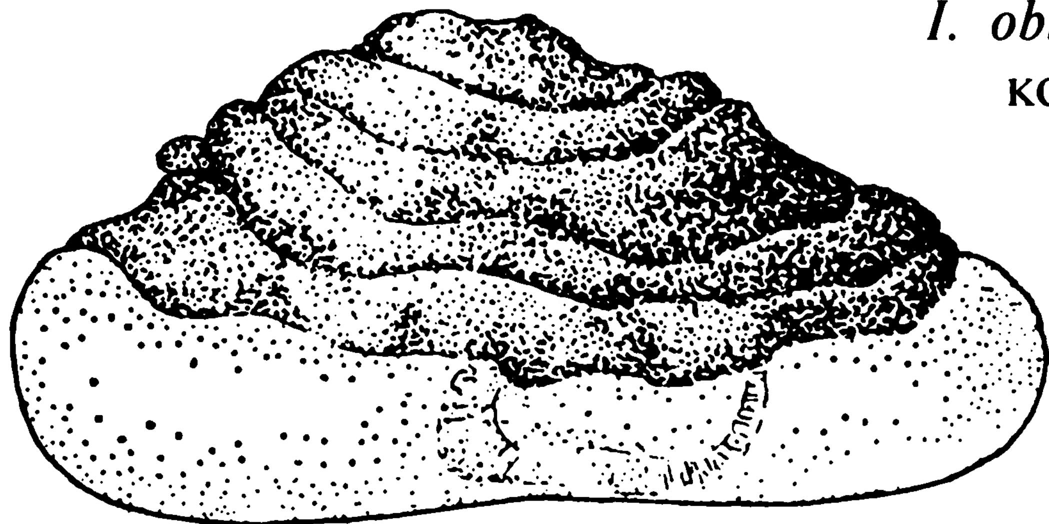


**Рис. 304.** *Phellinus igniarius*

## ПОРЯДОК ЛИСИЧКОВЫЕ, ИЛИ КАНТАРЕЛЛОВЫЕ (CANTHARELLALES)

Порядок лисичковые объединяет афиллофороидные грибы, образующие однолетние, быстро загнивающие плодовые тела с мясистой, кожистой, реже хрящеватой консистенцией. Форма плодовых тел разнообразна: они бывают булавовидными или разветвленными в виде кустиков (роды *Stichoclavaria, Clavulina*), воронковидными (род *Craterellus*, рис. 305, *Б*), в виде шляпки с ножкой (роды лисичка — *Cantharellus*, рис. 305, *А*, и ежовик — *Hydnum*). Часто плодовые тела имеют желтую или светло-оранжевую окраску, редко — серые или буроватые. Гифальная система плодовых тел обычно мономитическая, лишь у некоторых димитическая (обычно в основании ножки). Гименофор разных типов: гладкий, шиповатый или в виде складок, радиально расположенных снизу шляпки и похожих на пластинки агарикоидных грибов. Для многих представителей порядка характерны стихобазидии (семейства Cantharellaceae и Clavulinaceae), не встречающиеся в других группах, у остальных — хиастобазидии. Базидиоспоры шаровидные или широкоэллипсоидные, неокрашенные или желтовато-охряные (споровый порошок), с тонкими, редко утолщенными гладкими стенками. Входящие в порядок виды развиваются как сапротрофы на гнилой древесине или лесной подстилке, некоторые образуют микоризу с деревьями (например, лисички).

Род лисичка (*Cantharellus*) характеризуется мясистыми плодовыми телами, состоящими из шляпки и ножки, обычно центральной. Мякоть ножки и шляпки однородная, шляпка не отделяется от ножки (так называемый кантареллоидный тип плодовых тел). Гименофор состоит из вильчато разветвленных складок с тупым закругленным краем, низбегающих по ножке. Наиболее распространенный вид этого рода — лисичка желтая (*Cantharellus cibarius*, рис. 305, *А*), ярко-желтые плодовые тела которой развиваются на почве в хвойных и смешанных лесах. Этот вид образует микоризу с сосной и, вероятно, с другими деревьями. Лисичка желтая — один из наиболее известных и популярных съедобных грибов.

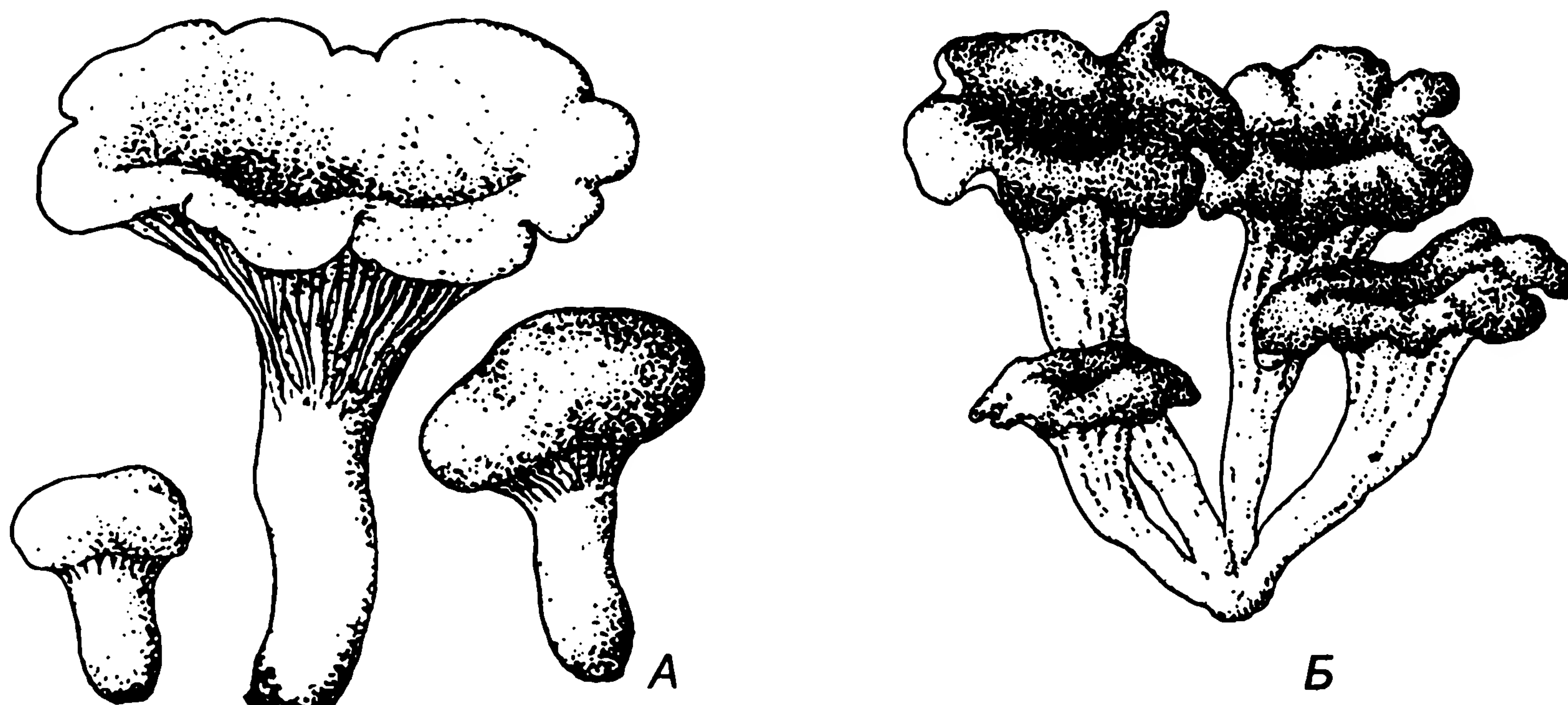



**Рис. 305.** Представители порядка Cantharellales.
*А — Cantharellus cibarius, Б — Craterellus*

Плодовые тела этого гриба содержат большие количества витаминов ($B_1$ и PP), в них никогда не заводятся личинки насекомых (не «червивеют»), так как они содержат соединения, ингибирующие линьку у личинок насекомых.

Серая лисичка (*Craterellus cornucopioides*, рис. 305, *Б*) образует воронковидные плодовые тела, внутри черные или коричнево-черные, снаружи серые, со слабоскладчатым или морщинистым гимением. Они развиваются на почве в лесах, обычно большими группами. Серая лисичка — малоизвестный съедобный гриб.

К этому же порядку относится род ежовик (*Hydnum*) с характерным шиповатым гименофором на нижней стороне шляпки. Часто встречается в хвойных и лиственных лесах ежовик выемчатый (*H. repandum*), с беловатыми, светло-оранжевыми или светло-охряными плодовыми телами в виде шляпки на ножке. Известный съедобный гриб, хотя и невысокого качества.

Таким образом, порядок лисичковые в его современном понимании объединяет несколько семейств. Кроме семейства лисичковые (Cantharellaceae) в него включены некоторые рогатиковые (семейство Clavulinaceae) и ежовиковые (семейство Hydnaceae).

Другие рогатиковые грибы, образующие булавовидные (род *Clavariadelphus*, рис. 306, *А*) или разветвленные в виде кустиков плодовые тела (род *Ramaria*, рис. 306, *Б*), включены в порядок гомфовые (Gomphales).

Наконец, небольшой порядок телефоровые (Thelephorales) объединяет афиллофороидные грибы с коричневыми или бурыми базидиоспорами, имеющими хорошо выраженную орнаментацию — шипики или выросты. Плодовые тела в этой группе имеют разнообразное строение — от распростертых до состоящих из шляпки и ножки, с гладким или шиповатым гименофором. Представители порядка обитают на почве, на опаде и на древесине в лесах. Один из видов рода телефора (*Thelephora*), *T. terrestris* (рис. 307), часто встречается в сосновых лесах и на лесосеках. Плодовые тела этого гриба имеют вееровидную или воронковидную форму и темно-коричневую окраску. Гименофор бугорчатый, серый. Этот вид — сапротроф на подстилке, может также формировать микоризу.

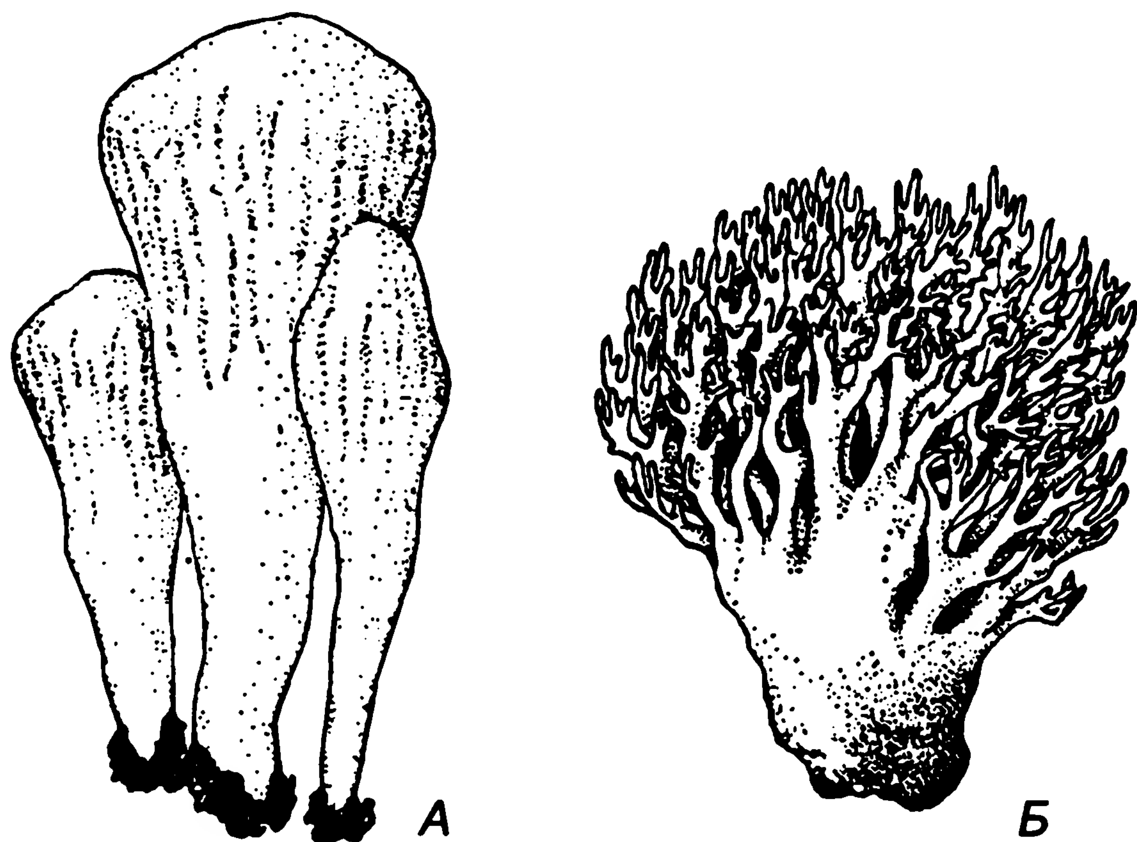



**Рис. 306.** *Clavariadelphus* (*А*) и *Ramaria* (*Б*)

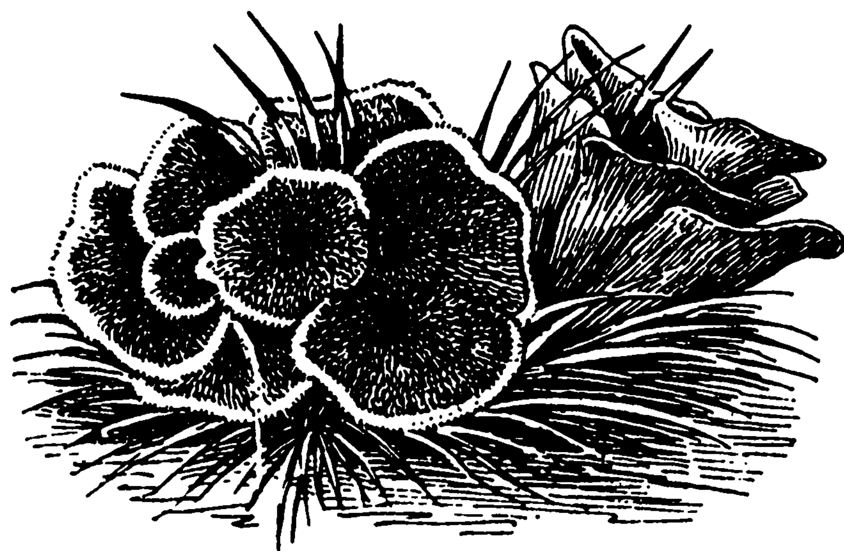


**Рис. 307.** *Thelephora terrestris*

Однако часто *T. terrestris* вызывает гибель сеянцев сосны и других деревьев в питомниках, развиваясь рядом с сеянцем. Плодовые тела гриба обволакивают его, используя как опору, что приводит к гибели сеянца.

## Агарикоидные базидиомицеты

Базидиомы агарикоидных базидиомицетов обычно состоят из шляпки и ножки — центральной, реже эксцентрической или боковой. Сидячие базидиомы без ножки или с боковой ножкой характерны для некоторых видов, развивающихся на древесине, таких, как вешенка обыкновенная (*Pleurotus ostreatus*). Обычно ножка цилиндрическая, но может быть утолщенной у основания или вытянутой. Базидиомы образуются одиночно или группами, иногда скученно или образуют плотные группы.

Базидиомы однолетние, имеют мягкую, мясистую консистенцию, реже хрящеватые, волокнистые, кожистые или деревянистые. Гифальная система мономитическая.

Гименофор пластинчатый или трубчатый, иногда переходного типа. Пластинки образуются на нижней стороне шляпки и располагаются радиально от ножки к краям шляпки. Они разнообразны — от очень тонких до толстых, частые или редкие, иногда редуцированы до складочек или отсутствуют вообще. У большинства представителей порядка болетовые (Boletales) гименофор в виде трубочек, которые, в отличие от трубчатого гименофора афиллофороидных грибов, легко отделяются от мякоти плодового тела; в своем происхождении связаны с пластинчатым гименофором. Об этом свидетельствует наличие у Boletales переходных форм гименофора, представленных анастомозирующими пластинками (например, у рода *Boletinus*). Гимений расположен внутри трубочек (рис. 308).

Пластинки агарикоидных грибов в сечении имеют вид треугольника, с двух сторон которого расположен гимений. Центральная стерильная часть пластинки или трубочки называется ***трамой гименофора*** (рис. 308, 309). Трамы могут быть организованы по-разному. Они подразделяются на шесть типов в соответствии с расположением составляющих их гиф. Тип трамы — важный таксономический

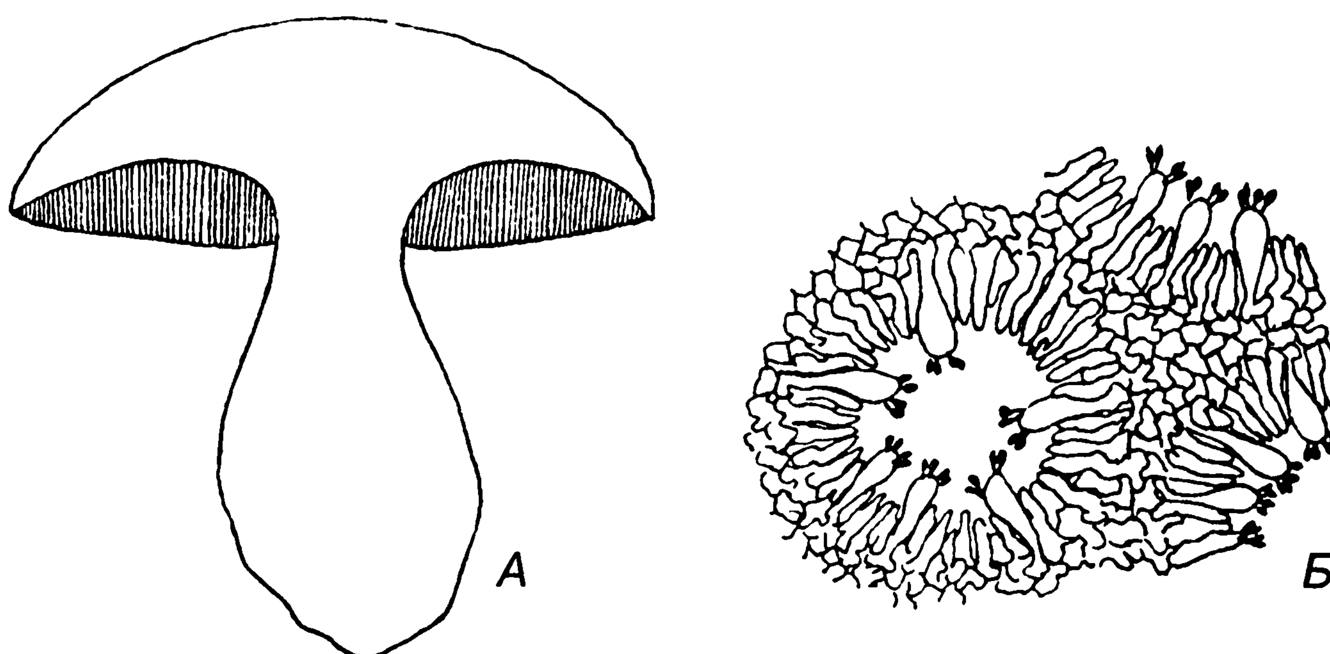



**Рис. 308.** Разрез трубчатого гименофора.
*А* — расположение гименофора; *Б* — поперечный разрез трубочек

признак на уровне порядка, семейства или рода. ***Правильная трама*** состоит из гиф с цилиндрическими клетками, расположенных более или менее параллельно. Иногда гифы переплетаются, сохраняя это направление (рис. 309, *А*). ***Неправильная трама*** состоит из неупорядоченного переплетения гиф (рис. 309, *Б*).

Для порядка сыроежковые (*Russulales*) характерна ***неправильная гетеромерная трама*** как пластинок, так и базидиомы в целом. В ее структуру кроме гиф мицелия входят крупные шаровидные клетки — сфероцисты (рис. 309, *В*). ***Билатеральная трама*** в центральной части образует тонкий, сложенный из параллельных гиф слой. От этого слоя гифы расходятся в двух противоположных направлениях к краям пластинки, образуя боковой слой трамы (рис. 309, *Г*).

Типичную билатеральную траму имеют пластинки видов рода мухомор, или аманита (*Amanita*), и трубочки и пластинки представителей порядка Boletales. Если центральный слой параллельных гиф в траме хорошо выражен, а кончики дивергирующих гиф вздуты, такую траму называют псевдобилатеральной. ***Инвертированная*** (***перевернутая***, или ***обращенная***) ***трама*** сходна по строению с билатеральной, но гифы боковых слоев как бы перевернуты и направлены к центру пластинки (рис. 309, *Д*). Такая трама типична для семейства плютейные (Pluteaceae).

Прикрепление пластинок к ножке — важный таксономический признак. Оно варьирует от свободных пластинок, не достигающих ножки или достигающих ножки, но не прикрепленных к ней (например, семейства Agaricaceae, Pluteaceae, Amanitaceae), до приросших разными способами и низбегающих.

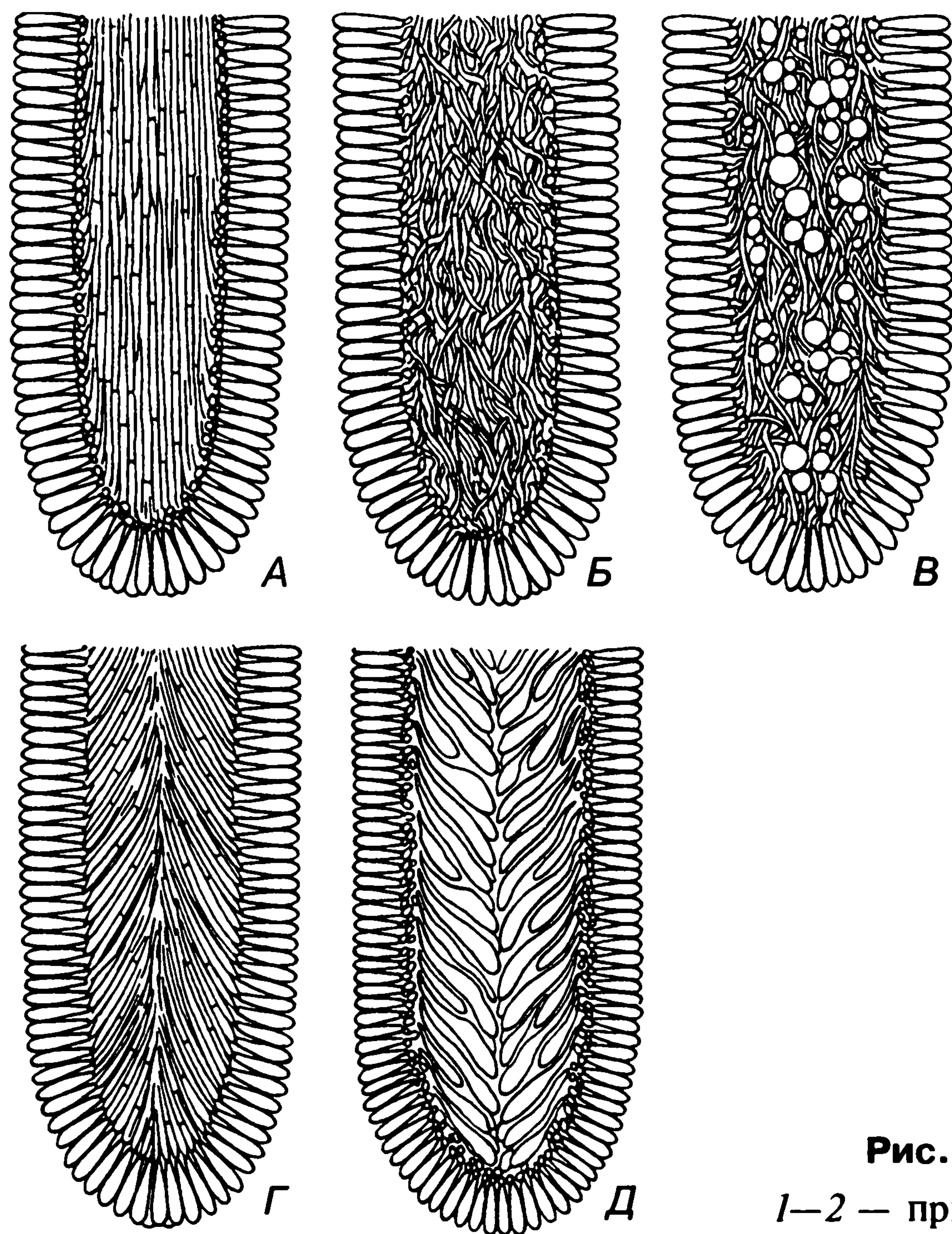



**Рис. 309.** Типы трам гименофора.

*А* — правильная; *Б* — неправильная; *В* — неправильная со сфероцистами; *Г* — билатеральная; *Д* — инвертированная, или обращенная

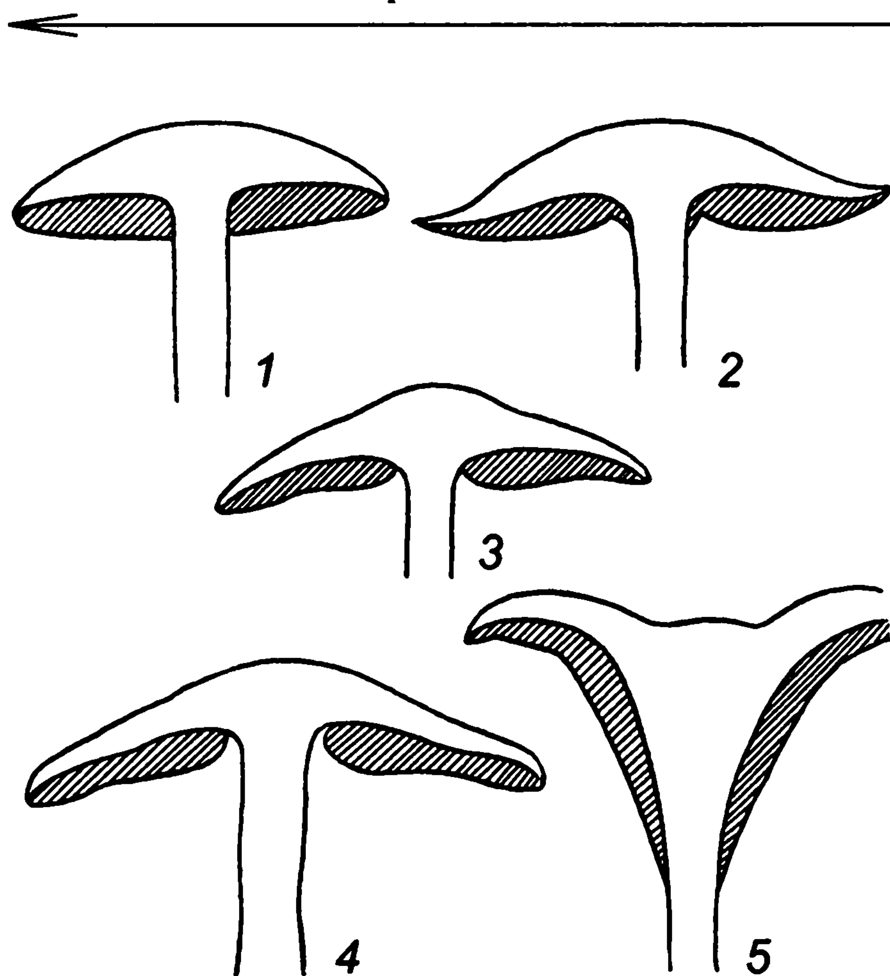



**Рис. 310.** Типы прикрепления пластинок.

*1—2* — приросшие; *3—4* — свободные; *5* — низбегающие

Они могут прикрепляться к ножке всем краем или зубцом или нисходить по ножке (рис. 310).

Плодовые тела развиваются разными путями. Традиционно выделяют три типа — гимнокарпный, гемиангиокарпный и ангиокарпный.

При ***гимнокарпном*** типе развития гименофор залагается открыто. Этот тип характерен для сыроежек (род *Russula*), большинства представителей семейства рядовковые (Tricholomataceae) и некоторых других видов (рис. 311, *А*). У других агарикоидных грибов гименофор, несущий гимений, сначала прикрыт сплетением гиф — ***покрывалом***. Это ***гемиангиокарпный*** тип развития базидиом. У некоторых гемиангиокарпных групп (например, у родов *Amanita, Volvariella* и др.) образуется общее покрывало, окружающее защитным слоем молодое плодовое тело. Одетое ***общим покрывалом*** плодовое тело имеет вид беловатого или сероватого яйца или шара. Затем по мере роста плодового тела ножка вытягивается, вынося шляпку вверх. Общее покрывало при этом разрывается и остается в виде ***вольвы*** у основания ножки и хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки (рис. 311, *Б*). Вольва может быть свободной, мешковидной (например, у бледной поганки — *Amanita phaloides*) или приросшей к ножке. В последнем случае она имеет вид узкой оторочки или концентрических валиков, чешуек или бородавок

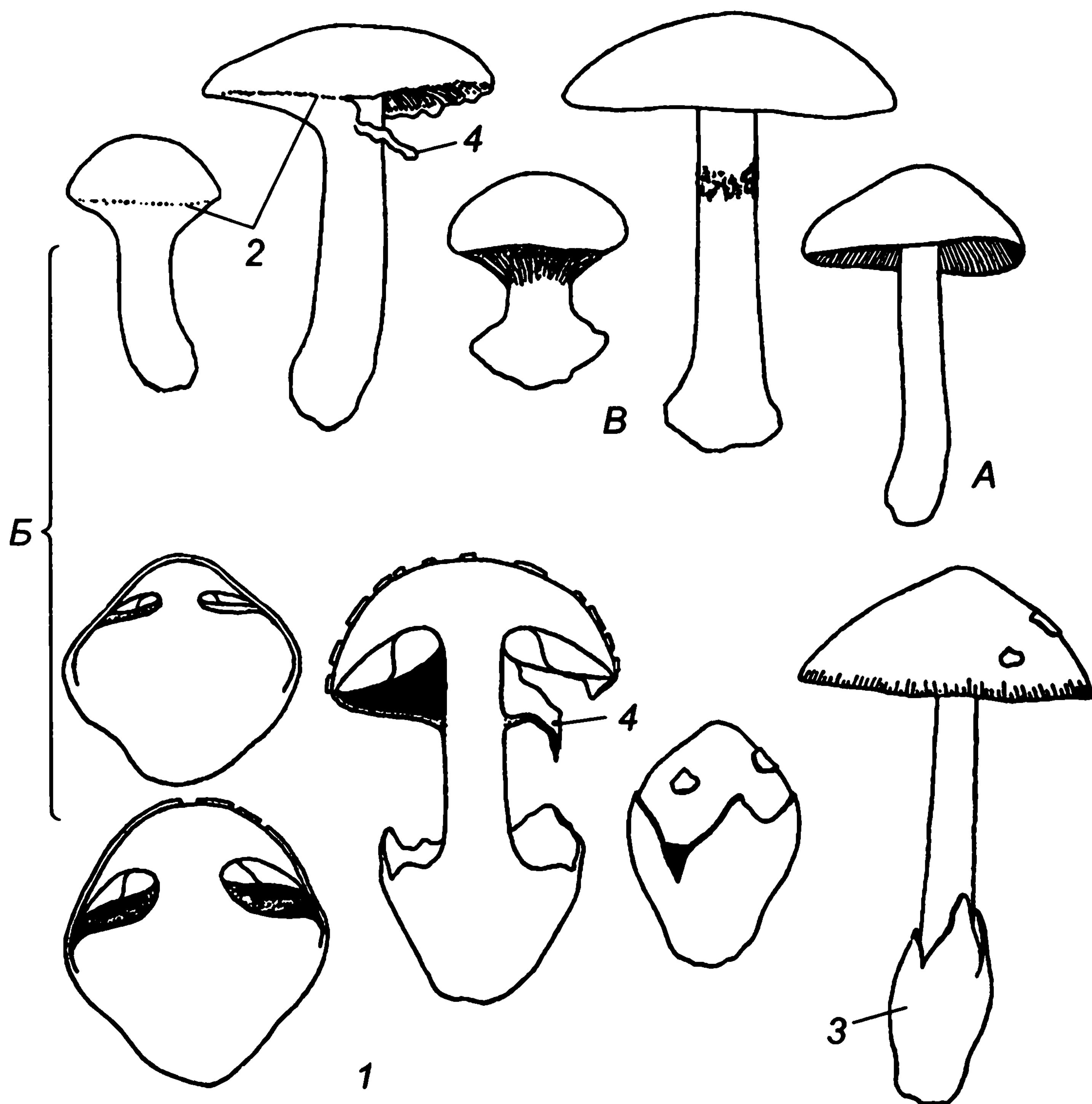



**Рис. 311.** Типы развития плодовых тел:

*А* — гимнокарпный; *Б* — гемиангиокарпный; *1* — общее покрывало; *2* — частное покрывало; *3* — вольва; *4* — кольцо на ножке; *В* — кортина

на основании ножки. У красного мухомора (*A. muscaria*) на поверхности шляпки хорошо заметны белые чешуйки, а у вздутого основания ножки — вольва с приросшим к ножке краем.

***Частное покрывало*** у молодого плодового тела соединяет края шляпки с ножкой, прикрывая только формирующийся гименофор с гимением. При созревании края шляпки развертываются. Частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке, а у ряда видов — как бахрома по краю шляпки (рис. 311, *Б*). Частное покрывало с хорошо сохраняющимся кольцом на ножке характерно для родов шампиньон (*Agaricus*), гриб-зонтик (*Macrolepiota*) и многих других.

У представителей семейства паутинниковые (Cortinariaceae) покрывало тонкое, паутинистое (*кортина*), поэтому кольцо быстро исчезает и остается только в виде следов на ножке, иногда и по краю шляпки (рис. 311, *В*). У немногих видов, например у мокрухи еловой (*Gomphidius glutinosus*), покрывало слизистое.

Плодовые тела агарикоидных грибов могут иметь частное покрывало (род *Agaricus*), общее покрывало (род вольвариелла — *Volvariella*) и одновременно общее и частное покрывала (род *Amanita*).

К агарикоидным базидиомицетам в современной системе относят некоторые группы, ранее относимые к гастеромицетам и имеющие ангиокарпный тип развития плодовых тел. Так, секотиоидный тип представлен в семействе шампиньоновые (Agaricaceae) родом *Endoptychum*. Базидиомы имеют типичный агарикоидный вид (см. рис. 327, *В*), но закрыты до созревания пор, пластинки деформированы и базидии статисмоспоровые, в противоположность баллистоспоровым у большинства других. Экстремальный случай секотиоидного типа представляют клубневидные подземные плодовые тела с гимением, выстилающим внутренние полости (камеры). Такие грибы относятся к семействам ризопогоновые (Rhizopogonaceae), шамониксиевые (Chamonixiaceae) — порядок Boletales, и эласмомицетовые (Elasmomycetaceae) — порядок Russulales.

Базидиоспоры агарикоидных грибов, как правило, асимметричные, с хилумом (см. рис. 273), с ростковой порой или без нее. Они имеют разнообразную форму — от шаровидных до цилиндрических, иногда угловатые (например, в семействе энтоломовые — Entolomataceae), гладкие или разнообразно орнаментированные (точечные, шиповатые, бородавчатые, сетчатые и т.п.). Окраска спорового порошка также разнообразна: белая, кремовая, желтая, охряная, розовая, коричневая или черная. Часто в гимении присутствуют цистиды разнообразного строения.

Пряжки на мицелии агарикоидных грибов присутствуют или отсутствуют, обычно это признак уровня рода или семейства, иногда — порядка. Так, они отсутствуют у всех Russulales, у большинства Boletales, но присутствуют у всех строфариевых Strophariaceae, большинства рядовковых (Tricholomataceae) и паутинниковых (Cortinariaceae).

Мицелий агарикоидных базидиомицетов однолетний или многолетний. Базидиомы обычно существуют недолго — несколько дней или недель. Исключение составляют некоторые представители семейства Tricholomataceae (например, *Panellus*), базидиомы которых могут сохраняться месяц и более. Особый случай представляют виды рода негниючник (*Marasmius*), которые засыхают в сухую погоду, но возвращаются к нормальному размеру и функционированию после

увлажнения. Максимальное плодоношение у представителей группы наблюдается поздним летом и осенью, но некоторые сапротрофы могут плодоносить всю зиму в периоды оттепелей (например, зимний гриб — *Flammulina velutipes*).

Большинство видов агарикоидных грибов — сапротрофы, растущие на почве, растительных остатках (опаде, лесной подстилке и травянистых остатках) и древесине разной степени разложения. Они относятся к группам гумусовых (почвенных) и подстилочных сапротрофов и ксилотрофов. Некоторые виды приурочены к определенным субстратам или растениям, другие используют их широкий спектр. Они играют важную роль в круговороте биогенных элементов в лесных экосистемах, разрушая стойкие лигно-целлюлозные комплексы подстилки и древесины.

Большое число видов группы — симбиотрофы, образующие эктотрофные микоризы с многочисленными древесными растениями. Они распространены почти исключительно в лесных экосистемах. Гифы таких грибов образуют на корнях микоризный чехол и частично проникают внутрь корня (см. рис. 188, *2*). Микоризные грибы характеризуются разной специализацией в отношении древесных растений. Одни из них образуют микоризу с многими видами деревьев, другие имеют узкую специализацию в отношении отдельных видов или групп близких видов. Так, белый гриб формирует микоризу с многими деревьями — березой, дубом, грабом, буком, сосной, елью и имеет ряд специализированных форм, связанных с теми или иными видами. Виды рода масленок (*Suillus*) образуют микоризы с узким кругом видов деревьев: например, масленок лиственничный (*S. grevillei*) — с лиственницей, распространенные в лесах умеренной зоны масленок желтый (*S. luteus*) и масленок зернистый (*S. granulatus*) — с двухвойными соснами, например сосной обыкновенной.

Симбиотрофы получают от растений углеродное питание. Свободный мицелий гриба распространяется в почве, заменяя корню корневые волоски. Он получает из почвы воду, минеральные и органические соединения, часть которых поступает в корни. В исследованиях изотопными методами была показана непосредственная передача к дереву через гифы грибов таких важнейших элементов, как фосфор, азот, калий и др. Через мицелий грибов происходит также обмен органическими веществами между растениями. Грибы образуют биологически активные вещества (антибиотики, витамины и др.), влияющие на развитие растений и защищающие их от заражения патогенными организмами. Симбиотрофные отношения важны, таким образом, как для гриба, так и для растения. Если мицелий симбиотрофов способен развиваться в почве или на искусственных питательных средах в отсутствие корней дерева, то в этих случаях плодовые тела обычно не образуются. С этим связаны неудачи попыток культивирования наиболее ценных съедобных грибов, таких, как белый гриб (*Boletus edulis*). Для деревьев образование микоризы также очень важно, особенно при росте на почвах с малодоступными для них источниками фосфора и других элементов. В отсутствие микоризы деревья развиваются хуже, отстают в росте и легко подвергаются заболеваниям. Это было показано при создании лесных полос в засушливых условиях степей нашей страны. Многочисленные исследования посвящены использованию микоризных грибов в лесном хозяйстве, в том числе при лесовосстановлении и защите деревьев от фитопатогенных грибов.

Симбиотрофия наблюдается преимущественно в эволюционно продвинутых группах агарикоидных грибов. Микоризы образуют все сыроежковые (Russulales), большинство болетовых (Boletales), паутинниковых (Cortinariaceae), виды рода мухомор (*Amanita*), среди представителей семейства рядовковых (Tricholomataceae) — виды родов *Tricholoma* и *Laccaria*.

Распространенная форма роста многочисленных сапротрофов с многолетними мицелиями, реже микоризообразующих грибов — так называемые «ведьмины кольца». Мицелий таких грибов растет радиально во всех направлениях, а плодоношение формируется по периферии в виде кольца. Они могут достигать возраста нескольких сотен лет и диаметра от нескольких метров до нескольких десятков и даже до нескольких сотен метров. Кольца правильной формы наблюдаются обычно на открытых пространствах — в прериях, степях, на газонах. Так, луговой опенок — *Marasmius oreades* часто образует кольца плодовых тел на газонах. В лесах, где растущий мицелий встречает на своем пути многочисленные препятствия, плодовые тела часто располагаются незамкнутыми кольцами или отдельными дугами.

Паразитизм редко наблюдается среди агарикоидных грибов, но немногие паразиты известны на растениях и других грибах. Виды рода *Armillaria*, паразитирующие на широком круге деревьев и кустарников, — один из немногих паразитов, имеющих экономическое значение. Некоторые виды развиваются на старых деревьях, например *Oudemansiella mucida*, виды рода вешенка (*Pleurotus*), но характер их взаимодействий неясен: являются ли они сапротрофами или слабыми паразитами?

Известны немногочисленные виды агарикоидных грибов, паразитирующие на других грибах. Два вида рода *Asterophora* развиваются на плодовых телах видов сыроежка — *Russula*, три вида рода *Collybia* — на различных агариковых, *Pseudoboletus parasiticus* — на *Scleroderma citrinum* и др. Специальная форма паразитизма обнаружена у *Gomphidius roseus*, эктомикоризный мицелий которого паразитирует на эктомикоризном мицелии *Suillus bovinus*. Хотя эти виды всегда обитают только на агарикоидных грибах, характер их взаимодействия с хозяином практически не изучен.

Лихенизация известна у представителей рода *Omphalina*, в котором некоторые виды, особенно в условиях холодного климата, лихенизированы (см. также разд. «Лишайники»).

Большинство видов агарикоидных грибов встречается в лесах. Другие их местообитания — поля, луга, степи и дюны. Лишь немногие встречаются на безлесных болотах и в тундрах с *Betula nana, Salix* spp. Специальные местообитания представляют выжженные места и помет травоядных животных, где обитают многие виды этой группы (например, представители семейства навозниковые — Coprinaceae).

К агарикоидным грибам относится основная масса шляпочных грибов — съедобных и ядовитых, многие представители этой группы образуют биологически активные вещества, поэтому они всегда привлекали внимание многочисленных исследователей.

Группа агарикоидных грибов полифилетична: имеет по крайней мере три эволюционные ветви гомобазидиомицетов, включающих как агарикоидные, так и гастероидные формы (см. рис. 297), поэтому разработка ее естественной системы сопряжена с большими трудностями.

Система агарикоидных базидиомицетов за почти два века ее разработки претерпела большие изменения. В упоминавшейся выше системе шведского ботаника Э.М. Фриза (Fries, 1794—1878), основанной на макроскопических признаках плодовых тел, прежде всего в строении гименофора, все представители этой группы были включены в семейство Agaricaceae. В дальнейшем М. Патуйяр (Patouillard, 1900) выделил порядок Agaricales.

С начала XX в. основное направление исследований в систематике агариковых грибов представляли попытки создать филогенетическую систему этой группы. Полифилетичность ее была очевидна для агарикологов уже в первой половине прошлого века, что привело к пересмотру старой системы. Изучение онтогенеза плодовых тел, ряда микроскопических признаков, таких, как строение спор, тип трамы пластинок, некоторые характерные химические реакции плодовых тел и т.д., привело к увеличению числа семейств, включаемых в этот порядок.

Учитывая приведенные признаки, Р. Эйм (Heim, 1934) разделил порядок Agaricales М. Патуйяра на три самостоятельных порядка: болетовые (Boletales), агариковые (в узком смысле) (Agaricales sensu stricto) и сыроежковые (Russulales). Эти порядки в дальнейшем были признаны большинством микологов (Kreisel, 1969; Moser, 1978, 1983). Они хорошо подтверждаются современными данными молекулярной систематики и соответствуют в целом трем кладам — эуагариковых, болетовых и руссулоидных грибов, выделяемых на основании анализа последовательностей ядерных и митохондриальных рДНК (Binder, Hibbett, 2002), а также других генов (Lutzoni et al., 2004). Эти же порядки приняты в последнем, девятом издании «Dictionary of the fungi» (Kirk et al., 2001).

Р. Зингер в фундаментальном труде «Agaricales в современной таксономии» (Singer, The Agaricales in modern taxonomy, 1962, 1975) принял только порядок Agaricales в понимании его М. Патуйяром. Он выделил в нем 17 семейств по строению плодового тела (по наличию или отсутствию частного и общего покрывала, строению и типу расположения пластинок по отношению к ножке), типу трамы гименофора, строению и окраске спор и т.д.

В последние 25 лет наблюдается общая тенденция к увеличению числа порядков и семейств, связанная с повышением в ранге до порядка ряда семейств (например, семейств Tricholomataceae, Cortinariaceae, Amanitaceae и др.), дробления семейств системы Р. Зингера (например, разделение семейства Tricholomataceae на 15 семейств В. Юлихом — Jülich, 1981) и введения в порядки Р. Эйма связанных с ними филогенетически семейств афиллофороидных и гастероидных грибов (например, введение в порядок Boletales семейств Coniophoraceae, Sclerodermataceae, Rhizopogonaceae и др.). Таким образом, понимание порядков и их объема у разных авторов существенно различается. Наиболее взвешенной и удобной для упорядочения и определения грибов и в то же время не противоречащей современным молекулярным филогенетическим построениям мы считаем

систему, принятую М. Мозером (Moser, 1978, 1983), в которой выделены порядки Boletales, Agaricales и Russulales (по Р. Эйму) и семейства системы Р. Зингера (с некоторыми модификациями). Она и использована в настоящем учебнике.

## ПОРЯДОК БОЛЕТОВЫЕ (BOLETALES)

У представителей порядка Boletales базидиомы большей частью мягкомясистые, быстро загнивающие, с трубчатым, пластинчатым гименофором или гименофором переходного типа, из анастомозирующих пластинок. Трубочки легко отделяются от трамы шляпки. Трама пластинок и трубочек билатеральная. Развитие базидиом гимнокарпное или гемиангиокарпное с частным покрывалом. Споровый порошок — от светлоокрашенного до оливково-охряного, розового, бурого и почти черного. Ростковая пора в базидиоспорах отсутствует или малозаметна. У многих представителей в гимении есть цистиды.

В базидиомах или мицелии представителей Boletales присутствуют разнообразные производные пульвиновой кислоты или *L*-ДОФА (*L*-диоксифенилаланина), широко используемые в хемотаксономии этого порядка.

Важнейшие агарикоидные семейства этого порядка — болетовые (Boletaceae), свинушковые (Paxillaceae) и мокруховые (Gomphidiaceae). Многие микологи включают в этот порядок также ряд семейств афиллофороидных (например, Coniophoraceae) и гастероидных (например, Rhizopogonaceae и Chamonixiaceae) базидиомицетов.

■ **Семейство болетовые (Boletaceae).** Гименофор трубчатый, легко отделяющийся от трамы плодового тела, по происхождению связан с пластинчатым. Споровый порошок бурый, оливково-бурый, желтый, розовый, белый. Базидиоспоры гладкие, без пор. Семейство включает около 300 видов, подавляющее большинство которых — симбиотрофы, образующие эктотрофную микоризу с древесными растениями. Представители семейства распространены исключительно в лесных экосистемах. К этому семейству относятся распространенные съедобные грибы: белый гриб — *Boletus edulis* (рис. 312, *А*); подосиновики — *Leccinum aurantiacum* (рис. 312, *Б*); *L. versipelle, L. percandidum*; подберезовики — *L. scabrum*, *L. melaneum*; маслята — *Suillus luteus, S. granulatus, S. grevillei* и др.; моховики — *Boletus subtomentosus, B. chrysenteron* и др.

Белый гриб характеризуется большим внутривидовым разнообразием. У него выделено 18 форм, отличающихся друг от друга окраской шляпки, наличием или отсутствием сеточки на ножке, приуроченностью к древесной породе и т.д. Некоторые микологи выделяют их как самостоятельные виды. Наиболее распространены следующие формы: еловая, типовая с буровато-коричневой шляпкой; дубовая с сероватым оттенком шляпки; сосновая, так называемая боровая, с буровато-вишневой или даже красноватой шляпкой; березовая с белой, беловатой или охристо-желтой шляпкой и т.д.

■ **Семейство свинушковые (Paxilaceae).** Свинушковые — грибы с крупными мясистыми базидиомами с центральной, эксцентрической или боковой ножкой.

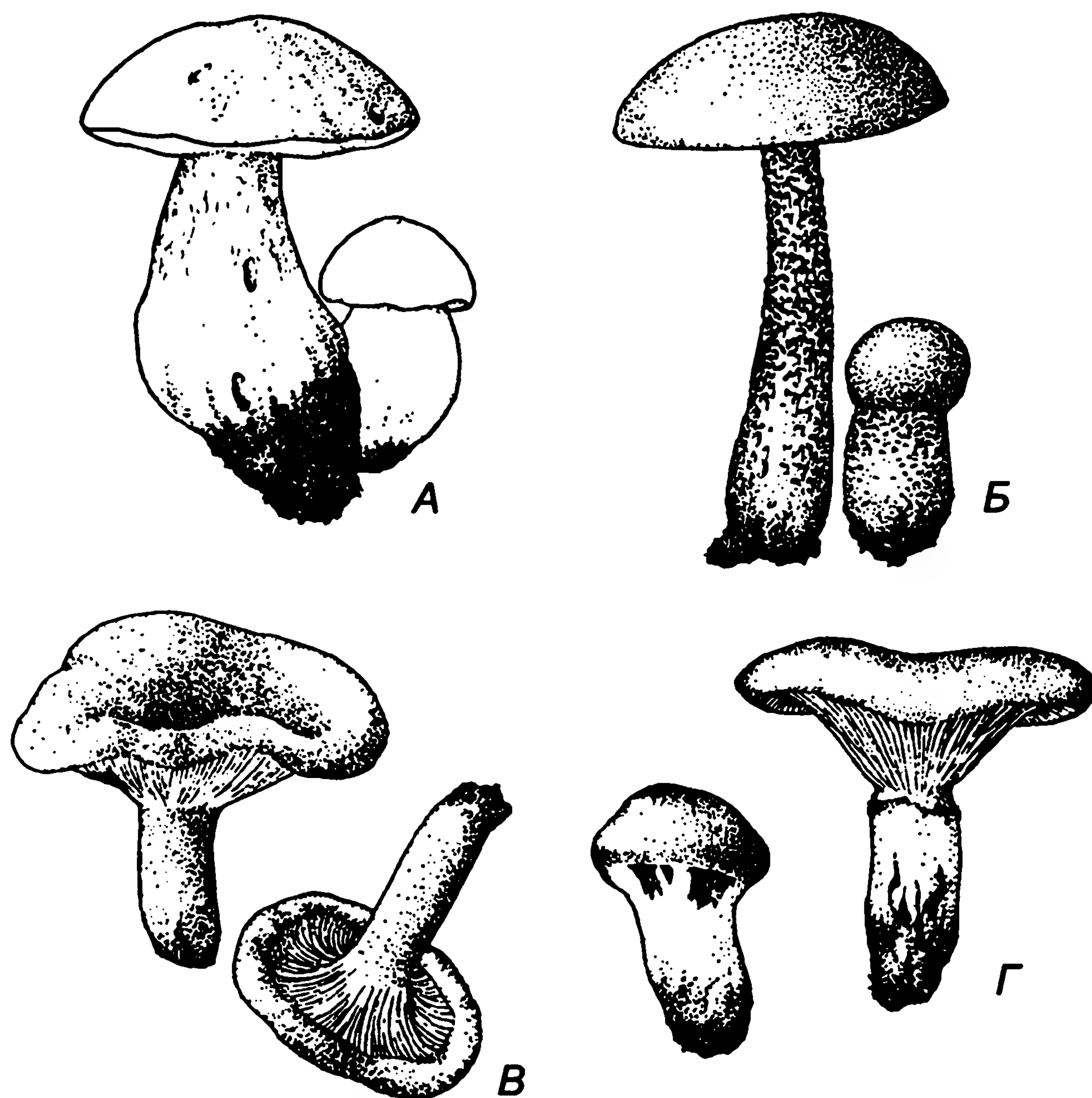



**Рис. 312.** Порядок Boletales.

*А* — *Boletus edulis*; *Б* — *Leccinum aurantiacum*; *В* — *Paxillus involutus*; *Г* — *Gomphidius glutinosus*

Гименофор пластинчатый, причем нисходящие пластинки многократно разветвлены или соединены между собой многочисленными анастомозами, образующими сеточку, что сближает это семейство с Boletaceae. Споровый порошок — от белого до охряного. Споры гладкие, без поры. Семейство включает около 20 видов. Основной род свинушка — *Paxillus*. Наиболее распространены два вида: свинушка тонкая (*P. involutus*, рис. 312, *В*) и свинушка толстая (*P. atrotomentosus*). Первый вид встречается в разнообразных лесах, часто в изреженных, а также в нарушенных экосистемах, обычно большими группами. По данным многих авторов, вид ядовит.

■ **Семейство мокруховые (Gomphidiaceae).** У представителей этого семейства гименофор пластинчатый. Пластинки низбегающие или широко приросшие, толстые, тупые, восковидной консистенции, редкие, вильчато-разветвленные, беловатые, серые, охряно-розовые или оранжевые, затем темнеющие, до черных. Споровый порошок темно-бурый или черный. Базидиоспоры гладкие. Плодовые тела гемиангиокарпные, со слизистым или волокнистым частным покрывалом, быстро исчезающим. Виды этого семейства образуют микоризу с представителями семейства сосновых. Семейство включает два рода. В еловых лесах очень часто в августе и сентябре встречается мокруха еловая — *Gomphidius glutinosus* (рис. 312, *Г*), с толстым слизистым частным покрывалом, гладкой слизистой серо-коричневой шляпкой и очень характерной ножкой, ярко-лимонно-желтой в нижней части. Гриб съедобен.

## ПОРЯДОК АГАРИКОВЫЕ, ИЛИ ПЛАСТИННИКОВЫЕ (AGARICALES)

Базидиомы у представителей этого порядка мясистые, иногда хрящеватые, жесткие, кожистые, с центральной, эксцентрической или боковой ножкой, изредка сидячие. Гименофор пластинчатый, но у немногих видов редуцирован и тогда слабоскладчатый и даже гладкий. Трама пластинок разных типов, иногда даже в пределах одного семейства. Окраска спорового порошка также разнообразна — от белой до черной. Развитие базидиом гимнокарпное и гемиангиокарпное, могут присутствовать общее и/или частное покрывала. Группа, по многочисленным данным молекулярной систематики и традиционным таксономическим признакам, несомненно, филогенетически гетерогенна. Ниже приведены основные семейства, включаемые в этот порядок.

■ **Семейство рядовковые, или трихоломовые (Tricholomataceae).** Это самое крупное семейство в порядке агариковые: включает до 70 родов и составляет около 25% всех видов этого порядка. Базидиомы рядовковых обычно мясистые или волокнисто-мясистые, с центральной, эксцентрической или боковой ножкой. Гименофор пластинчатый, очень редко редуцирован до гладкого. Пластинки приросшие или нисходящие. Трама пластинок правильная или неправильная. Базидиоспоры гладкие или орнаментированные (шероховатые, точечные, изредка шиповатые). Споровый порошок всегда светлоокрашенный — белый, кремовый, розоватый, бледно-охристый или бледно-буроватый. Пряжки на мицелии присутствуют или отсутствуют, причем часто этот признак варьирует даже в пределах одного рода (например, *Mycena*). Среди рядовковых представлены виды почти из всех экологических групп грибов: микоризообразователи, гумусовые и подстилочные сапротрофы, ксилотрофы, карбофилы, микофилы и т.д. Наиболее крупные роды: рядовка — *Tricholoma* (рис. 313, *А*), говорушка — *Clitocybe* (рис. 313, *Б*), коллибия — *Collybia*, мицена — *Mycena* (рис. 313, *В*). Сюда относится широко известный сборный вид опенок осенний — *Armillaria mellea* (рис. 313, *Г*), разделенный сейчас на несколько биологических видов, один из немногих опасных паразитов деревьев и кустарников в группе агарикоидных грибов. Он распространяется при помощи ризоморф и часто занимает в лесах большие площади. В Северной Америке обнаружены клоны *A. ostoyae* и *A. gallica*, занимающие в лесах огромные площади (до 15 га). Виды этого рода образуют плодовые тела на деревьях и почвенных ризоморфах в августе—октябре. Зимний гриб (*Flammulina velutipes*) плодоносит поздней осенью и зимой во время оттепелей. Этот съедобный гриб культивируется в странах Дальнего Востока. У рода негниючник (*Marasmius*) плодовые тела не загнивают, а засыхают, а при увлажнении оживают и продолжают образование базидиоспор. К нему относятся съедобные луговой опенок (*M. oreades*, рис. 313, *Д*) и чесночник (*M. scorodonius*). Луговой опенок часто развивается на газонах и спортивных полях, образуя на них многочисленные «ведьмины кольца» и ухудшая их качество.

■ **Семейство вешенковые, или плевротовые (Pleurotaceae).** Семейство выделено из предыдущего и объединяет ксилотрофные грибы, обитающие преимущественно

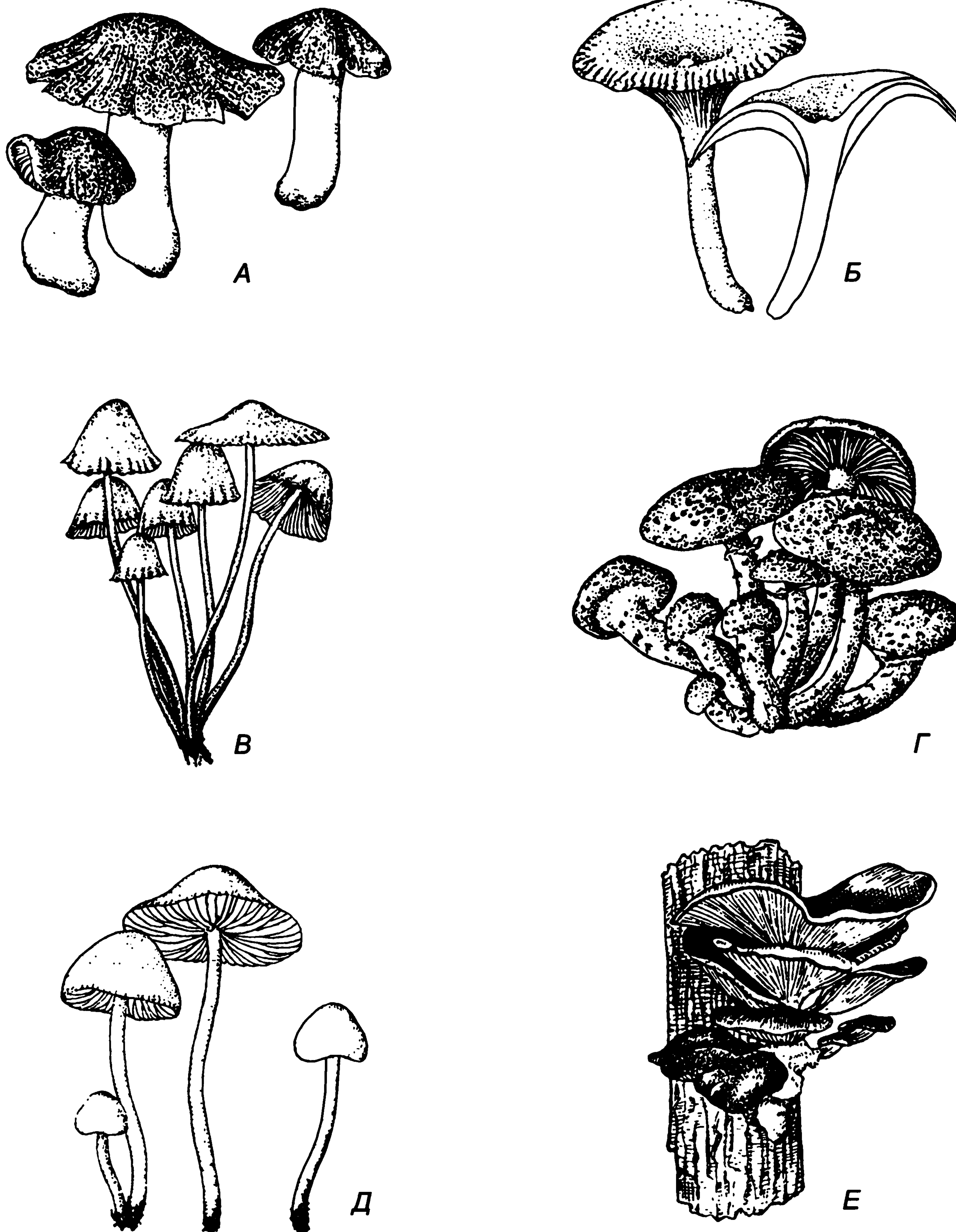



**Рис. 313.** Семейства Tricholomataceae (*А—Г*) и Pleurotaceae (*Е*).
*А — Tricholoma*; *Б — Clitocybe*; *В — Mycena*; *Г — Armillaria*; *Д — Marasmius oreades*;
*Е — Pleurotus ostreatus*

на мертвой древесине и имеющие базидиомы в виде шляпок с эксцентрической или чаще боковой ножкой, иногда сидячие. Трама базидиом обычно плотная, в основании ножки часто жесткая. Пластинки низбегающие или приросшие. У некоторых видов на ножке присутствует кольцо. Споровый порошок белый или кремовый. К семейству относится род вешенка (*Pleurotus*), включающий

39 видов. Наиболее распространенный вид этого рода — вешенка устричная (*P. ostreatus*, рис. 313, *E*), культивируется во многих странах. Этот вид способен активно разлагать субстраты, содержащие целлюлозу и лигнин, и может использоваться для утилизации различных отходов сельскохозяйственного производства. В последние годы установлено, что грибы рода *Pleurotus* образуют антибиотики, полисахариды с противоопухолевой активностью, действующие как иммуномодуляторы. У нескольких видов этого рода обнаружено образование ловастина — вещества, ингибирующего синтез холестерина.

■ **Семейство мухоморовые, или аманитовые (Amanitaceae).** Базидиомы у представителей этого семейства мягкомясистые, всегда с центральной ножкой. Гименофор состоит из свободных или почти свободных пластинок, трама пластинок всегда билатеральная. Базидиомы развиваются гемиангиокарпно, у всех представителей рода мухомор (*Amanita*) имеется общее покрывало, а у большинства видов этого рода — и частное покрывало. Вольва обычно хорошо выражена, свободная или приросшая (см. рис. 311, *Б*). Базидиоспоры гладкие. Споровый порошок белый или зеленоватый. Представители семейства — симбиотрофы. Семейство включает два рода. Центральный род мухомор (*Amanita*) с белым споровым порошком, вольвой и у большинства видов с кольцом на ножке. Этот род содержит ряд ядовитых видов, из которых бледная поганка (*A. phalloides*, рис. 314, *А*) и мухомор вонючий, или белая поганка (*A. virosa*), смертельно ядовиты. Токсические вещества этих видов (фаллоидины и аманитины) относятся к группе циклических полипептидов. Токсины из этой группы вызывают некроз клеток печени, а в более тяжелых случаях — и почек. Особенно опасны эти токсины потому, что не вызывают заметных симптомов отравления в течение длительного времени (до 24—48 ч), после чего помочь пострадавшему уже трудно.

Менее ядовиты мухомор поганковидный (*A. mappa*), мухомор пантерный (*A. pantherina*) и мухомор красный (*A. muscaria*) (рис. 314, *Б*). Они содержат токсины с психотропным действием, т.е. вызывающие в первую очередь нарушения деятельности центральной нервной системы. Это три близких по структуре соединения — иботеновая кислота, мусцимол и мусказон.

Есть среди мухоморов и съедобные виды: мухомор толстый (*A. spissa*) и мухомор розовый (*A. rubescens*), растущие в лесах, однако их трудно отличить от ядовитых видов, поэтому они практически в пищу не употребляются.

■ **Семейство плютейные (Pluteaceae).** Представителей этого семейства долгое время относили к семейству Amanitaceae, хотя они отличаются по ряду ключевых таксономических критериев. Пластинки у них свободные, как и в предыдущем семействе, но трама пластинок инвертированная. Базидиоспоры гладкие, без поры, но споровый порошок всегда розовый. Развитие базидиом может быть гемиангиокарпным, но в этом случае присутствует только общее покрывало, остатки которого хорошо заметны в виде свободной вольвы в основании ножки. Наконец, это семейство отличается от мухоморовых и по экологии. Его представители обитают на древесине, почве, иногда паразитируют на других агарикоидных грибах. К семейству относятся роды плютей и вольвариелла. Род плютей (*Pluteus*) включает съедобный вид плютей олений (*P. cervinus*) (рис. 314, *В*),

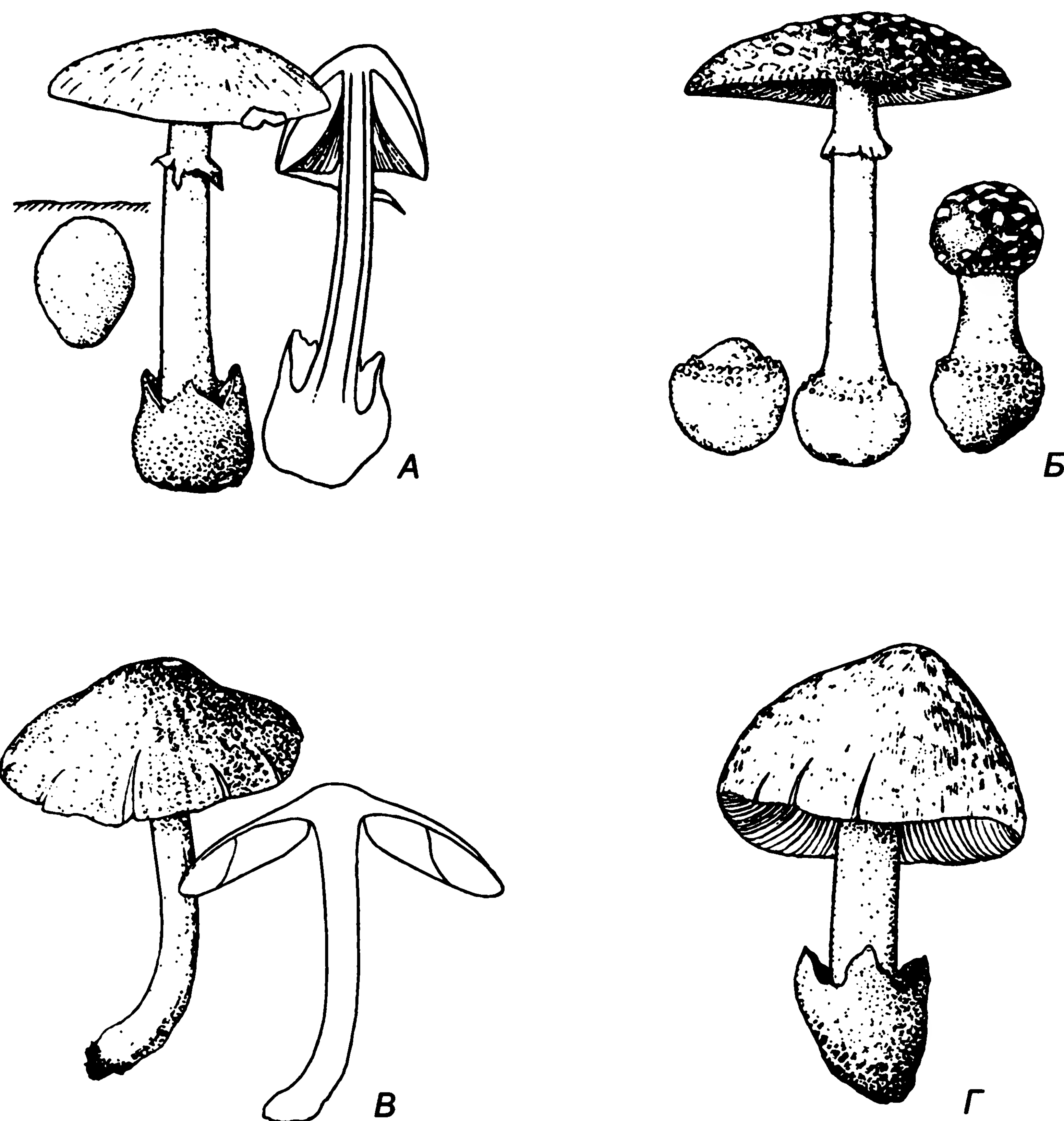



**Рис. 314.** Семейства Amanitaceae (*А, Б*) и Pluteaceae (*В, Г*).
*А — Amanita phalloides*; *Б — A. muscaria*; *В — Pluteus cervinus*; *Г — Volvariella*

растущий в лесах на гниющих пнях и валежнике и образующий крупные плодовые тела без вольвы, с серовато-коричневой шляпкой. В его гимении кроме базидий с базидиоспорами и парафиз имеются крупные цистиды. Виды рода вольвариелла (*Volvariella*, рис. 314, *Г*) развиваются на древесине, часто в дуплах, реже на богатой перегноем почве. Они всегда имеют вольву. Этот род включает съедобные виды, из которых *V. esculenta* и *V. volvacea* широко культивируют на рисовой соломе в странах Юго-Восточной Азии.

■ Семейство шампиньоновые, или агариковые (Agaricaceae). Базидиомы у представителей этого семейства большей частью крупные, мясистые, загнивающие, с центральной ножкой. Пластинки свободные, с правильной или неправильной трамой. Развитие базидиом гемиангиокарпное, всегда имеется частное покрывало, оставляющее на ножке кольцо или следы в виде чешуек. У некоторых представителей есть общее покрывало. Окраска спор различна: от белой (род зонтики — *Lepiota*) до пурпурно-коричневой и черно-бурой (род шампиньон — *Agaricus*). Споры гладкие.

Шампиньоновые обитают на почве, часто на лесном и луговом перегное, на муравейниках, на растительных остатках, изредка на живых растениях. В отличие от большинства агарикоидных грибов, обитающих преимущественно в лесных экосистемах, представители этого семейства часто встречаются в степях и полупустынях, на песчаных дюнах, полях, часто в теплицах и на городских газонах.

Наиболее крупные и широко распространенные роды семейства: шампиньон (*Agaricus*, рис. 315, *А*), зонтик (*Lepiota*), гриб-зонтик (*Macrolepiota*, рис. 315, *Б*), виды которого имеют очень крупные плодовые тела с высотой ножки до 30 см и диаметром шляпки до 25 см. Шампиньон двуспоровый — *A. bisporus*, имеющий на базидии по две базидиоспоры вместо типичных четырех, — гумусовый сапротроф. Это один из немногих грибов, который успешно культивируют в специальных помещениях на конском навозе или других особым образом приготовленных субстратах во многих странах. История его культивирования насчитывает уже более 300 лет. Вид легко выращивается и в лабораторных условиях в вазонах. Плодовые тела можно получать даже в чашках Петри, что делает его удобным объектом для физиологических, биохимических, генетических и ряда других исследований.

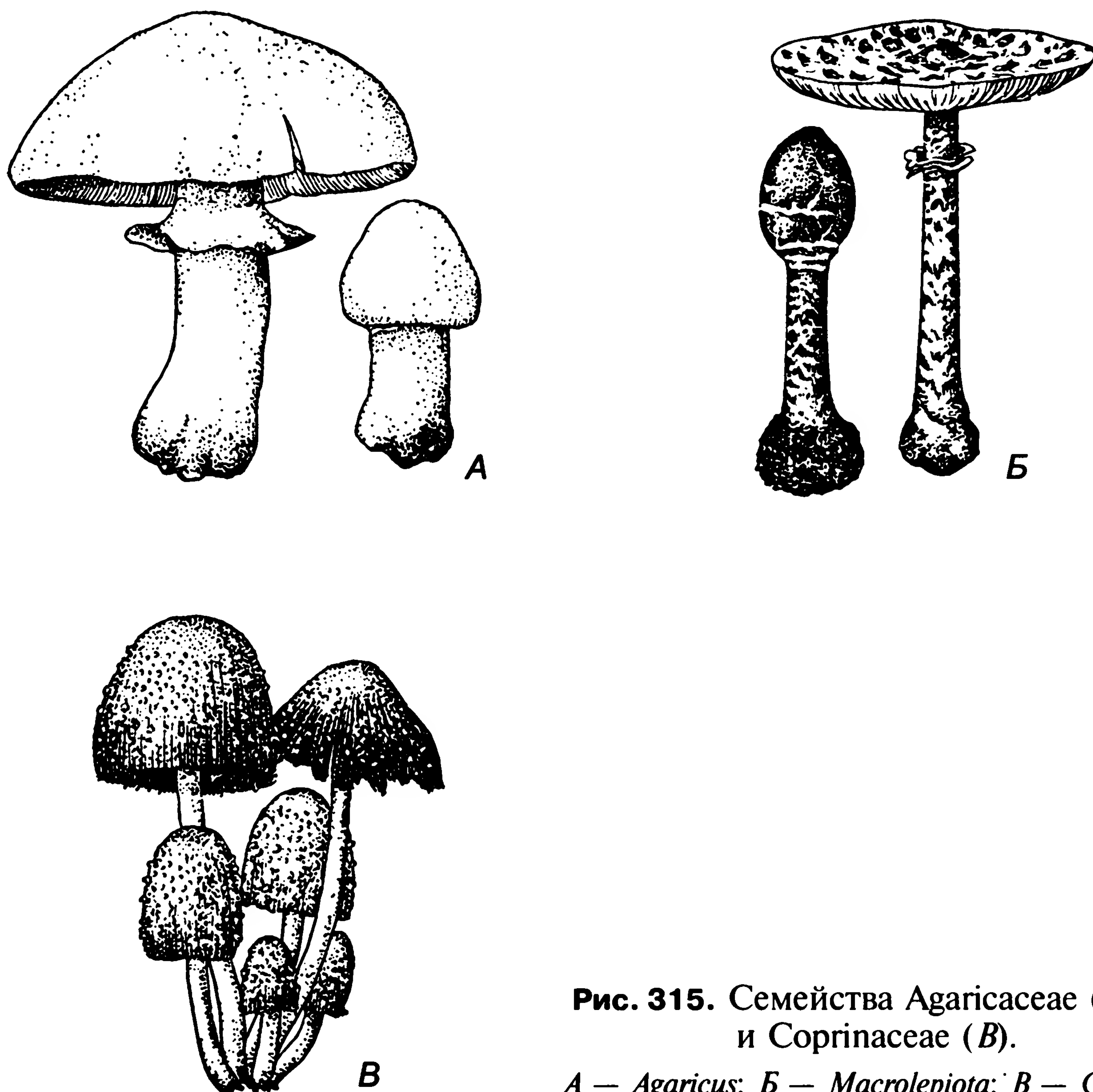



**Рис. 315.** Семейства Agaricaceae (*А*, *Б*) и Coprinaceae (*В*).
*А* — *Agaricus*; *Б* — *Macrolepiota*; *В* — *Coprinus*

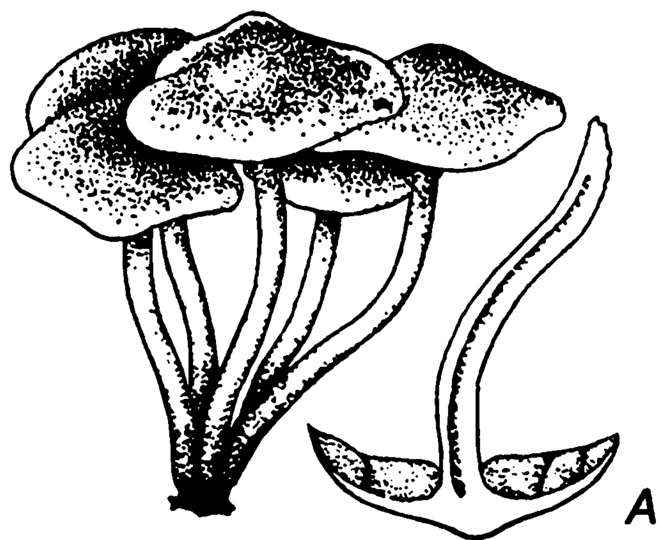
■ Семейство навозниковые (Coprinaceae). Базидиомы с центральной ножкой и с колокольчатой, яйцевидной или цилиндрической шляпкой (рис. 315, *B*). Мякоть базидиом от мясистой до пленчатой, часто очень хрупкая и ломкая. У представителей рода навозник — *Coprinus* при созревании она расплывается, образуя чернильно-черную жидкость, содержащую базидиоспоры. Пластинки приросшие или нисходящие, редко свободные, черные от спор. Трама пластинок всегда правильная. Развитие базидиом чаще гемиангиокарпное, есть виды с общим и/или с частным покрывалами, но последние обычно быстро исчезают, не оставляя следов. Базидиоспоры гладкие или шероховатые, с толстой клеточной стенкой и хорошо заметной ростковой порой. Споры темноокрашенные: черные, оливково-, фиолетово- или темно-бурые.

Представители этого семейства — сапротрофы, обитающие на подстилке, древесине, навозе. Род навозник (*Coprinus*) наиболее обширный: он включает около 100 видов. На богатой перегноем почве особенно часто встречается очень крупный и съедобный в молодом возрасте навозник белый — *C. comatus*. У навозника домового — *C. domesticus* и некоторых других видов этого рода в лаборатории на искусственных питательных средах легко удается получать типичные плодовые тела. Эти грибы используют для генетических исследований, а также для изучения активности ферментов. У некоторых видов обнаружена способность синтезировать антибиотики.

■ Семейство строфариевые (Strophariaceae). Семейство строфариевые объединяет роды с характерной окраской спор: преимущественно пурпурно-коричневой или с лиловым оттенком — от черно-лилового до светло-коричнево-лилового. Споры гладкие, с порой. Пластинки от полусвободных до приросших, иногда нисходящие по ножке. Трама пластинок правильная или неправильная. Базидиомы большей частью мягкомясистые, разного размера — от очень мелких, с диаметром шляпки 1—2 см, до крупных — до 15—20 см. Общее покрывало отсутствует. У ряда видов образуется частное покрывало, остатки которого часто сохраняются в виде кольца на ножке.

Представители семейства Strophariaceae — сапротрофы на древесине, травянистых растительных остатках, реже на почве, немногие — паразиты на деревьях. Они распространены в лесах, парках, а некоторые виды — на лугах и пастбищах. Большинство видов этого семейства активно разрушают древесину и растительные остатки, участвуя в круговороте веществ.

Р. Зингер (Singer, 1986) включает в это семейство 9 родов. Из них широко распространены обитающие на древесине виды из рода гифолома (*Hypholoma*), включающего ложноопенок серно-желтый — *H. fasciculare* (рис. 316, *A*) и ложноопенок кирпично-красный (*H. sublateritium*), и рода чешуйчатка (*Pholiota*). К ним близок также род кюнеромицес (*Kuehneromyces*), к которому относится широко распространенный на древесине различных пород и всем хорошо известный вид летний опенок (*K. mutabilis*, рис. 316, *Б*). Этот вид успешно культивируется в ряде стран Европы на древесине и опилках. Широко используется в культуре



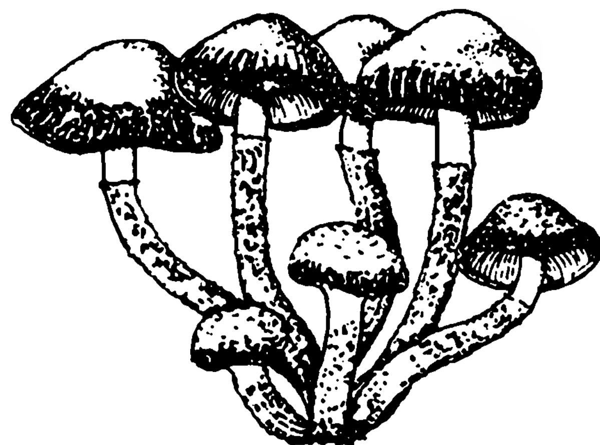
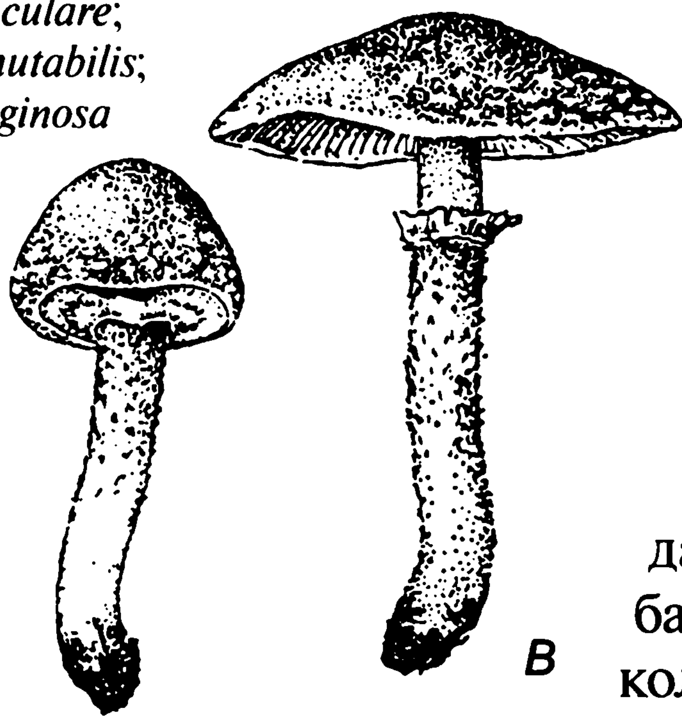




**Рис. 316.** Семейство Strophariaceae.
*А — Hypholoma fasciculare*; *Б — Kuehneromyces mutabilis*; *В — Stropharia aeruginosa*




и кольцевик (*Stropharia rugoso-annulata*). Этот сапротрофный вид с крупными плодовыми телами легко выращивается на соломе и картофельной ботве в ряде стран. Технология его выращивания была разработана специалистами-микологами в Германии в 60-х гг. прошлого века. К этому же роду относится распространенный съедобный гриб *Stropharia aeruginosa* (рис. 316, *В*), отличающийся редкой для грибов синевато-зеленой окраской. Этот вид образует небольшие группы базидиом в лесах на почве, часто у основания пней.

Род *Psilocybe*, принадлежащий к данному семейству, образует мелкие базидиомы с коническими или колокольчатыми шляпками и тонкими длинными ножками. Многочисленные виды этого крупного рода образуют галлюциногенные соединения псилоцибин и псилоцин, впервые полученные из гриба *P. mexicana* и близкие по действию к диэтиламиду лизергиновой кислоты (ЛСД). Многие виды этого рода хорошо растут и образуют базидиомы в культуре.

- **Семейство паутинниковые (Cortinariaceae).** У представителей семейства паутинниковые образуется частное покрывало, большей частью паутинистое (кортина), реже слизистое или пленчатое; кольцо от него быстро исчезает или остается на ножке в виде волокон, часто расположенных кольцами (см. рис. 311, *В*). Ножка часто утолщена к основанию. Пластинки приросшие, иногда широко приросшие или нисходящие. Трама пластинок правильная. Базидиоспоры всегда без поры, разнообразные по форме и строению клеточной стенки. Споровый порошок ржаво-бурый. Виды этого семейства — часто микоризообразователи или гумусовые сапротрофы, редко — подстилочные сапротрофы, обитающие в лесах.

Семейство паутинниковые — одно из ведущих в микобиоте лесных экосистем. Оно включает до 14 родов, однако некоторые из них в настоящее время переносят в другие семейства. Наиболее крупные роды этого семейства — паутинник (*Cortinarius*) и волоконница (*Inocybe*). В первом из них насчитывают до 400 видов, преимущественно симбиотрофных. В еловых лесах часто встречается паутинник вонючий — *C. traganus* желтовато-лиловатого цвета (рис. 317, *А*). Паутинник кроваво-красный — C. sanguineus также распространен в хвойных лесах. Этот вид легко узнается по кроваво-красной окраске базидиом. Повсеместно также

в хвойных лесах распространен паутинник красный — *C. armillatus* (рис. 317, *Б*). У этого вида кортина имеет буровато-красную окраску, и ее остатки образуют на ножке красные поперечные зоны.

В семействе паутинниковые известны смертельно ядовитые грибы. Это паутинник оранжево-красный — *C. orellanus* и близкие к нему виды, образующие группу токсинов орелланинов. По продолжительности латентного периода они превосходят даже токсины бледной поганки — аманитины. Первые симптомы отравления появляются не ранее 48 ч, а иногда — через две недели. Токсины отличаются очень высокой летальностью действия. Другой смертельно ядовитый вид из этого семейства — волоконница Патуйяра (*Inocybe patouillardii*, рис. 317, *В*) содержит в базидиомах большие количества алкалоида мускарина.

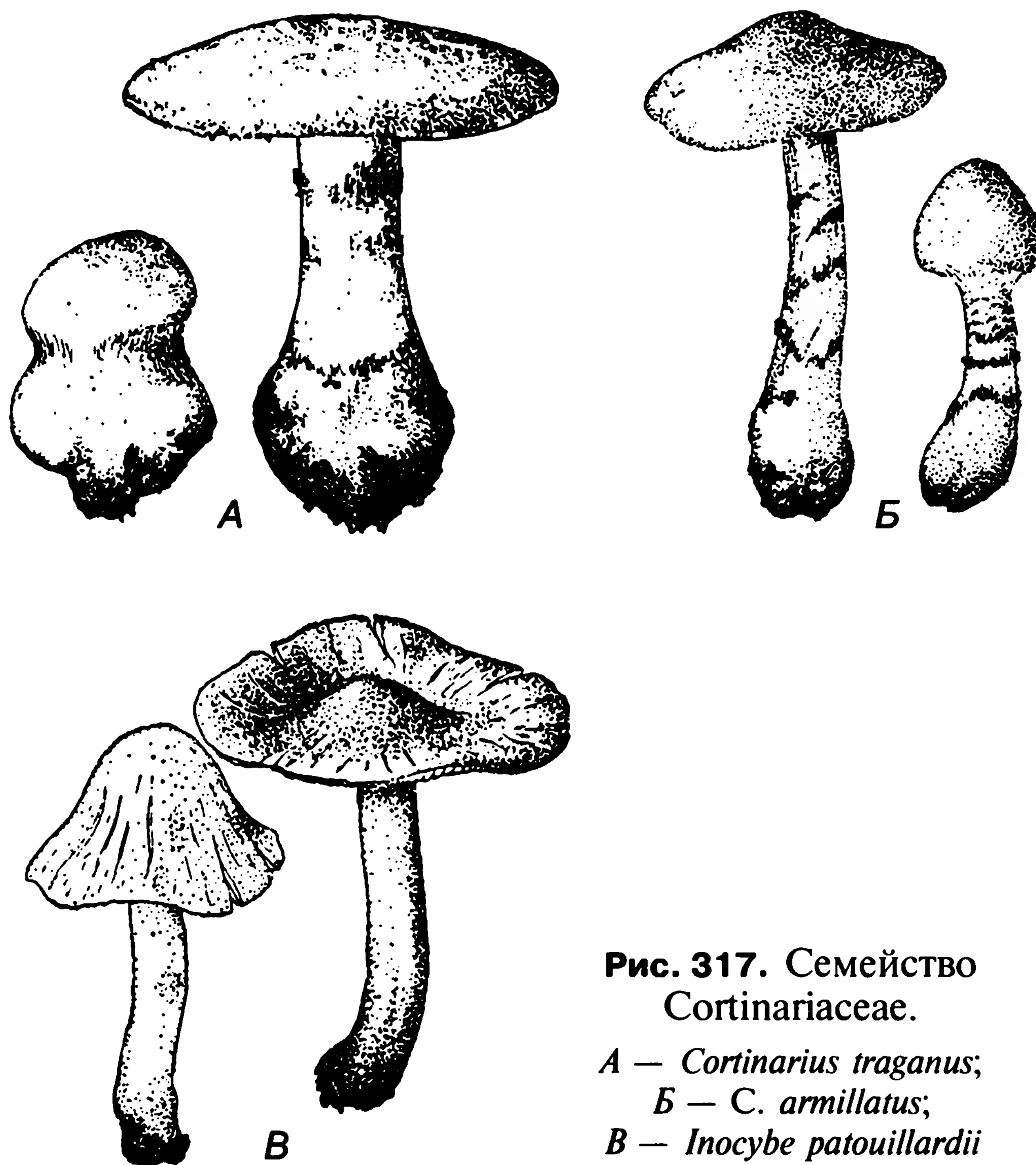



**Рис. 317.** Семейство Cortinariaceae.
*А — Cortinarius traganus*; *Б — C. armillatus*; *В — Inocybe patouillardii*

## ПОРЯДОК СЫРОЕЖКОВЫЕ (RUSSULALES)

Этот порядок характеризуется прежде всего гетеромерной трамой базидиом, содержащей кроме гиф крупные пузыревидные округлые клетки — сфероцисты (см. рис. 310, *В*), придающие ей на разломе слегка зернистый вид. Развитие базидиом происходит гимнокарпно, исключение составляют некоторые тропические виды и представители гастероидных семейств, включаемых многими микологами в этот порядок. Порядок включает одно агарикоидное семейство — сыроежковые.

■ **Семейство сыроежковые (Russulaceae).** Мякоть базидиом хрупкая, гетеромерная. У видов рода млечник — *Lactarius* в траме присутствуют толстостенные гифы, содержащие белый или окрашенный млечный сок. Пластинки приросшие, выемчатые, слабонисходящие, при созревании часто почти свободные. Базидиоспоры имеют орнаментированную сетчатую оболочку. Споровый порошок и пластинки белые, кремовые или светло-охряные. Практически все виды этого семейства микоризообразователи.

Семейство объединяет два рода и более 340 видов. Виды рода млечник (*Lactarius*) широко распространены в различных типах лесов. В хвойных лесах растут рыжик (*L. deliciosus*, рис. 318, *А*), волнушка (*L. torminosus*, рис. 318, *Б*), груздь настоящий (*L. resimus*) и др. К роду сыроежка (*Russula*) принадлежат виды, не содержащие млечного сока. К нему относятся такие широко распространенные грибы, как подгруздок белый (*Russula delica*), валуй (*R. foetens*) и многочисленные виды сыроежек (рис. 318, *В*). Большинство видов семейства — съедобные грибы различных категорий.

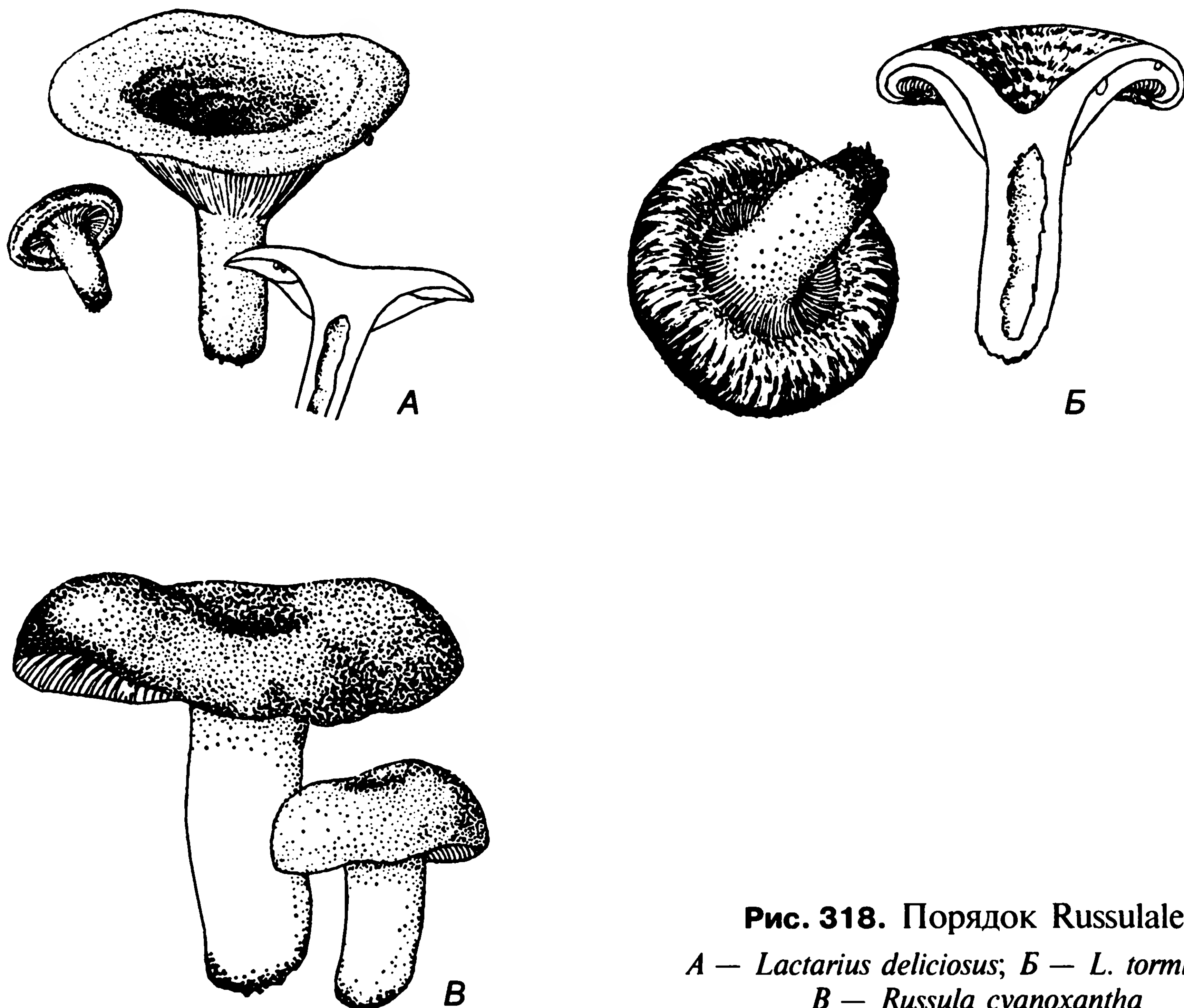



**Рис. 318.** Порядок Russulales.
*А — Lactarius deliciosus*; *Б — L. torminosus*, *В — Russula cyanoxantha*

## Гастероидные базидиомицеты

К сборной группе гастероидных базидиомицетов относят гомобазидиомицеты, имеющие плодовые тела гастерального типа. Развитие таких плодовых тел происходит ангиокарпно, т.е. они остаются закрытыми до полного созревания базидиоспор. Базидии к моменту созревания базидиоспор обычно разрушаются и не принимают активного участия в их освобождении. Базидоспоры гастероидных базидиомицетов — статисмоспоры, в отличие от активно отбрасывающихся баллистоспор гомобазидиомицетов с гимениальным типом плодовых тел.

Форма плодовых тел у гастероидных грибов очень разнообразна. Они бывают шаровидными или (например, род порховка — *Bovista*, см. рис. 323, *В*) полушаровидными, клубневидными (роды *Rhizopogon, Pisolithus*, см. рис. 322, *Г*), в виде

ножки с головкой (например, род *Tulostoma*, см. рис. 322, *А*) или шляпкой на вершине (веселка — *Phallus impudicus*, см. рис. 326, *А*), бокальчатыми или чашевидными (роды *Crucibulum* и *Cyathus*, рис. 324, *А*, *Б*), звездчатыми (род *Geastrum*, рис. 323, *Г*) и т.п. Некоторые тропические представители группы имеют необычную причудливую форму, например род решеточник (*Clathrus*, рис. 326, *Б*). Размеры плодовых тел варьируют от нескольких миллиметров (например, у рода *Sphaerobolus*, см. рис. 325) до 50—70 см, иногда более метра в диаметре, как у лангерманнии гигантской (*Langermannia gigantea*).

Плодовые тела гастероидных грибов бывают подземными, полупогруженными в почву, развиваются под опавшими листьями в подстилке или на поверхности почвы. Подземные и полупогруженные плодовые тела обычно бывают сидячими; формирующиеся на почве также могут быть сидячими, но часто имеют ножку — настоящую или ложную. Последняя образуется вследствие разрастания перидия или стерильной части (трамы) плодового тела (рис. 319, *А*, *Б*), а также срастания ризоморф или мицелиальных тяжей. У некоторых представителей порядка веселковые (Phallales) — *P. impudicus* (см. рис. 326, *А*), *Mutinus caninus* и др. — образуется специальная структура — ***рецептакул*** в виде ножки, имеющей губчатую структуру и выносящей наверх спороносную часть плодового тела — глебу.

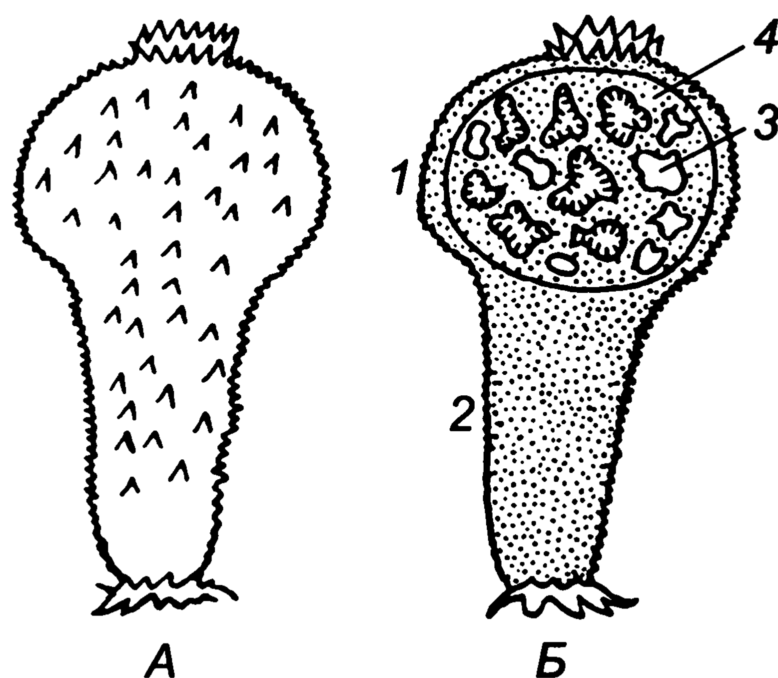



**Рис. 319.** Строение плодового тела *Lycoperdon perlatum*.

*А* — внешний вид; *Б* — разрез: *1* — перидий, *2* — ложная ножка, *3* — камеры, *4* — трама

Плодовые тела гастероидных грибов одеты ***перидием*** — оболочкой различного строения. У некоторых представителей этой группы перидий простой, слабо дифференцированный, иногда исчезающий, например у клубневидных полуподземных плодовых тел видов рода *Gautieria*. У большинства видов перидий хорошо развит и состоит из двух или более слоев, иногда функционально дифференцированных. В этом случае различают наружный слой — ***экзоперидий*** и внутренний слой — ***эндоперидий*** (рис. 319, *Б*). Экзоперидий часто бывает покрыт чешуйками, шипами или бородавками (рис. 319, *А*), он может слущиваться, открывая тонкий перепончатый эндоперидий.

У порядка дождевиковые (Lycoperdales) наблюдаются разные способы вскрывания экзоперидия. Так, у рода дождевик (*Lycoperdon*, рис. 319, *Б*) перидий двухслойный. Экзоперидий имеет вид многочисленных шипиков и бородавочек или чешуек, которые отпадают, освобождая эндоперидий. У видов рода звездовик (*Geastrum*) толстый гладкий перидий раскалывается лопастями (см. рис. 323, *Г*). Лопасти отгибаются и поднимают плодовое тело, одетое эндоперидием, над поверхностью почвы. В свою очередь эндоперидий вскрывается у представителей этого порядка одним (роды *Lycoperdon, Geastrum*), многочисленными отверстиями на вершине плодового тела, трещинами или в результате разрыва по экватору и опадения верхней части эндоперидия (род головач — *Calvatia*, см. рис. 323, *Б*). В порядке веселковые — Phallales эндоперидий толстый, студенистый, предохраняющий спорообразующую часть от пересыхания.

Внутри плодового тела располагается спороносная часть, называемая ***глебой***. Глеба представляет сплошную массу и расположена в закрытых или сообщающихся камерах, стенки которых образованы стерильной тканью (сплетением гиф) — трамой (см. рис. 319, *Б*). Глеба в молодых плодовых телах белая или желтоватая, она меняет окраску на темную (оливковую, коричневую, бурую, иногда с фиолетовым оттенком) по мере созревания базидиоспор.

Форма базидий и расположение на них базидиоспор варьируют в широких границах — от недифференцированных, похожих на гифы, до яйцевидных, почти шаровидных и булавовидных. У некоторых представителей группы базидиоспоры сидячие, у других образуются стеригмы. Базидиоспоры формируются на базидиях апикально и латерально (рис. 320, *А*), их число часто больше четырех (6—14). Такое варьирование признаков базидий связано с тем, что они не участвуют в рассеивании базидиоспор, которые всегда освобождаются пассивно. Базидиоспоры имеют шаровидную, эллипсоидную, иногда цилиндрическую форму. Их стенка гладкая или орнаментированная (бородавчатая или бородавчато-сетчатая, рис. 320, *Б*), часто утолщенная и многослойная.

Базидии расположены в глебе или камерах неупорядоченно, например у представителей порядков тулостомовые (Tulostomatales) и склеродермовые (Sclerodermatales), или образуют гимений на стенках камер, например в порядках дождевиковые (Lycoperdales) и веселковые (Phallales). В настоящем гимении

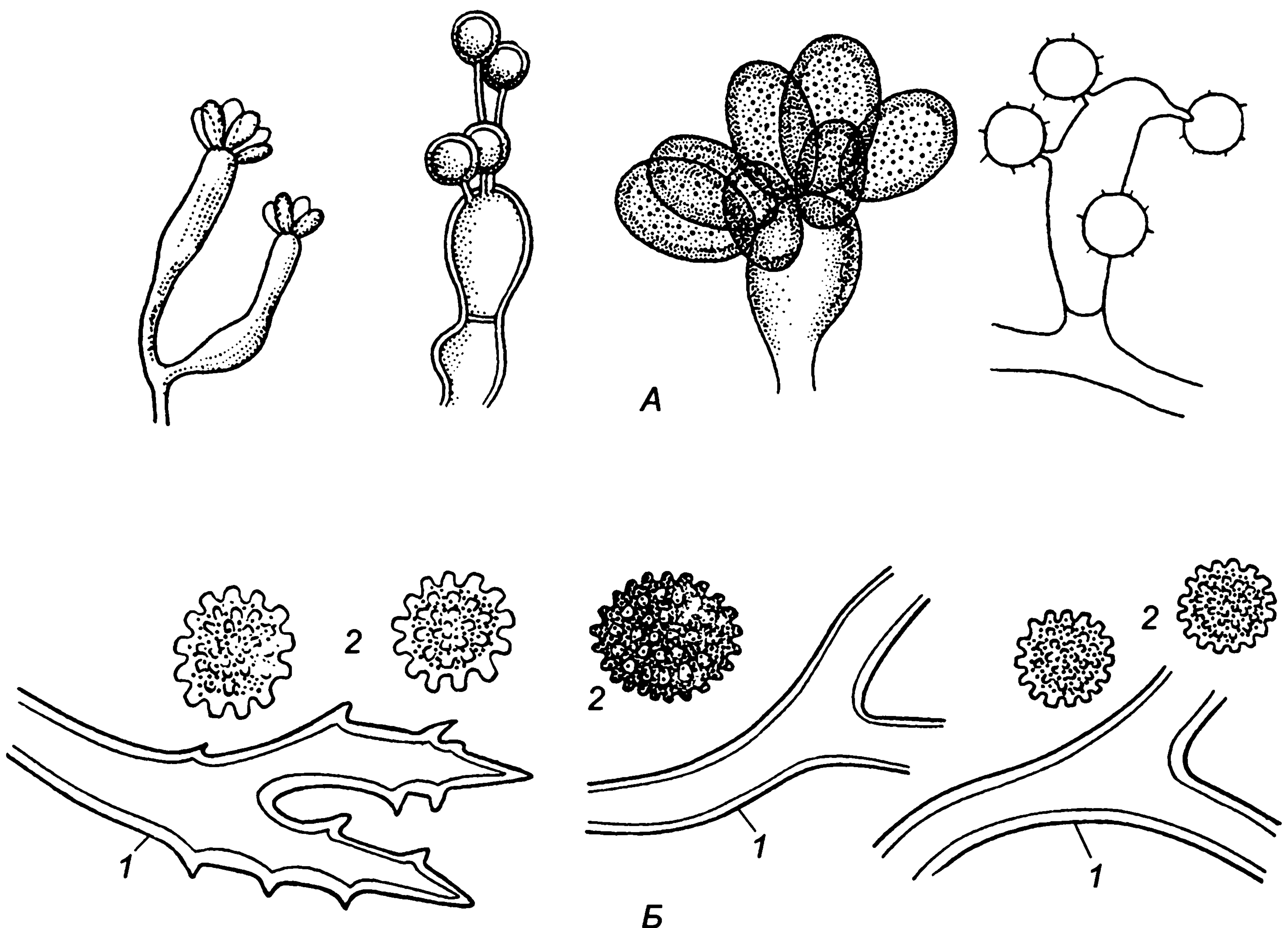



**Рис. 320.** Гастеромицеты.

*А* — базидии, *Б* — капиллиций (*1*) и базидиоспоры (*2*)

базидии всегда выходят в полость камеры. У некоторых гастероидных грибов базидии образуют слой, но он не обращен в полость, а закрыт переплетением гиф. Такую структуру, типичную для порядка гнездовковые (*Nidulariales*), называют ***псевдогимением***.

*Глеба гастероидных грибов может иметь разнообразную консистенцию — порошистую, студенистую или мясистую. В плодовых телах многих видов с порошистой глебой присутствуют волокна капиллиция, образующиеся из остатков* трамы (см. рис. 320, *Б*). Капиллиций обладает гигроскопичностью: длина его нитей изменяется в зависимости от влажности воздуха; они изгибаются, что способствует разрыхлению споровой массы и облегчает ее рассеивание. У некоторых видов трама сохраняется до созревания плодового тела. Так, у видов рода *Scleroderma* на разрезе плодового тела хорошо заметны белые участки трамы на фоне черных камер, заполненных окрашенными базидиоспорами. В порядке Nidulariales глеба распадается на небольшие округлые участки, одетые собственным перидием — перидиоли, лежащие внутри бокаловидного или чашевидного плодового тела (см. рис. 324).

Выделяют несколько типов развития плодовых тел у гастероидных грибов:

- ***равномерный*** — базидии равномерно расположены по всей глебе и не образуют гимения (порядок Tulostomatales);
- ***лакунарный*** (рис. 321, *А*) — в плодовом теле формируются замкнутые камеры, на стенках которых неупорядоченно или в псевдогимении развиваются базидии (порядки Sclerodermatales и Nidulariales);
- ***кораллоидный***, или ***форатный*** (рис. 321, *Б*), — в центре плодового тела располагается трама, образующая коралловидные выросты и лопасти, формирующие камеры; базидии образуют на стенках этих камер гимений; центральная часть трамы образует столбик — колумеллу (порядок Lycoperdales);
- ***аулеатный*** — развитие, обратное кораллоидному: трама закладывается по периферии плодового тела и дает коралловидные выросты и лопасти к его центру; как и в предыдущем типе, образуются камеры, в которых развиваются базидии, собранные в гимений (род *Rhizopogon*);
- ***многошляпочный*** (рис. 321, *В*) — спорообразующие участки глебы развиваются независимо в нескольких местах плодового тела; трама часто образует рецептакул (род *Clathrus*);

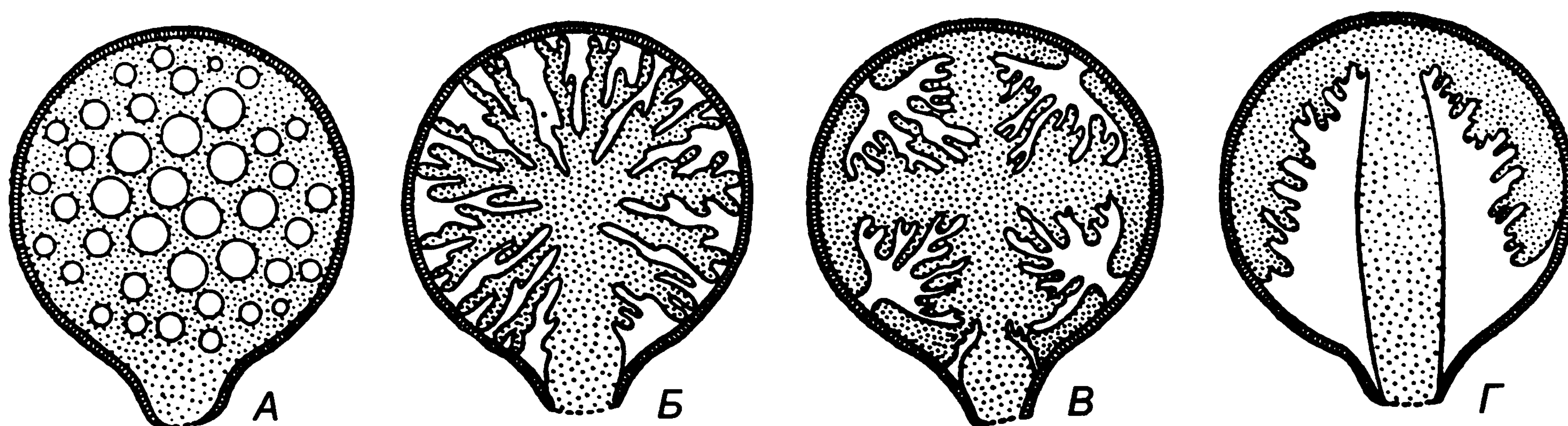



**Рис. 321.** Типы развития гастероидных плодовых тел.
*А* — лакунарный; *Б* — кораллоидный; *В* — многошляпочный; *Г* — одношляпочный

- ***одношляпочный*** (рис. 321, *Г*) — трама развивается в верхней части плодового тела, образуя выросты в виде пластинок, которые растут, ветвятся и анастомозируют, формируя камеры; базидии всегда образуют гимений. Из центральной части трамы развиваются колумелла или рецептакул; тип характерен для гастероидных грибов, образующих плодовые тела с ножкой или рецептакулом на поверхности почвы — семейства Phallaceae и так называемых агарикоидных гастеромицетов, плодовые тела которых очень похожи на плодовые тела агарикоидных грибов (см. рис. 327), а пластинки трамы и стенки камер напоминают их пластинчатый или трубчатый гименофор.

Хотя у гастероидных грибов не происходит активное отбрасывание спор, в процессе эволюции у этой группы возникли другие разнообразные механизмы эффективного рассеивания спор. Так, у видов рода *Sphaerobolus* (см. рис. 325) в результате внезапного расслоения перидия и выворачивания его внутреннего слоя глеба с базидиоспорами целиком выбрасывается из плодового тела на расстояние до нескольких метров. У большинства видов гастероидных грибов базидиоспоры переносятся токами воздуха. У видов, обитающих на открытых пространствах — в степях, полупустынях, пустынях, на лугах, споровая масса иногда почти полностью открывается и легко переносится ветром. Так происходит, например, у представителей родов *Battarea* и *Calvatia*, у которых отделяется или разрушается верхняя часть перидия. У других шаровидные или почти шаровидные плодовые тела целиком отрываются от субстрата и, перемещаясь под действием ветра, рассеивают базидиоспоры.

У видов из порядка Lycoperdales, обитающих преимущественно в лесах, эффективность освобождения базидиоспор из плодовых тел повышается вследствие образования гигроскопичного капиллиция, способствующего разрыхлению массы базидиоспор.

В распространении базидиоспор многих гастероидных грибов участвуют животные. Так происходит перенос спор у некоторых грибов с подземными плодовыми телами, имеющими мясистую или студенистую в зрелости глебу (например, у видов из родов *Melanogaster* и *Hymenogaster*). Их запах привлекает насекомых или грызунов, которые поедают плодовые тела и переносят базидиоспоры. Хороший пример зоохории спор — представители порядка Phallales. Ослизняющаяся глеба *Phallus impudicus* издает резкий запах падали, привлекающий мух, которые переносят на теле слизистую массу с базидиоспорами гриба. У видов из семейства Clathraceae, принадлежащего к тому же порядку, слизистая глеба расположена внутри решетчатого рецептакула, яркая окраска которого, как и сильный запах, привлекают насекомых, переносящих их базидиоспоры.

Мицелий у гастероидных базидиомицетов хорошо развит и часто образует мицелиальные тяжи и ризоморфы толщиной до нескольких миллиметров, достигающие в длину нескольких метров. Такие мицелиальные тяжи образуют, например, *Phallus impudicus*, виды из родов *Lycoperdon* и многие другие. Образование тяжей повышает эффективность пространственного расселения и поиска подходящего субстрата.

Гастероидные базидиомицеты, в отличие от большинства агарикоидных грибов, часто обитают на открытых пространствах теплых регионов земного шара — степей, пустынь и полупустынь. Это — многочисленные виды из порядка Tulostomatales (например, виды из родов *Battarea, Tulostoma, Phellorinia*), некоторые представители порядка Lycoperdales, так называемые «агарикоидные гастеромицеты», плодовые тела которых похожи на агарикоидные грибы (например, виды из родов *Montagnea, Galeropsis*, см. рис. 327) и др. Эти виды имеют многочисленные адаптации к обитанию в условиях сухого климата. Их мицелиальные тяжи и ризоморфы часто проникают в почву на большую глубину и образуют песочные чехлы с многочисленными капиллярами, по которым поступает вода. Они имеют обычно толстый перидий, у некоторых видов с желатинозным слоем, хорошо защищающий глебу от высушивания. Нередко у таких видов плодовые тела имеют ножку, поднимающую глебу над поверхностью почвы, что улучшает рассеивание спор.

Большое разнообразие представителей гастероидных грибов наблюдается также в лесах. Виды из этой группы, обитающие в лесах от умеренной зоны до зоны тропиков, разнообразны в экологическом отношении. Среди них есть ксилотрофы (например, виды из порядка Nidulariales и некоторые представители порядка Lycoperdales), многочисленные почвенные грибы (представители порядков Phallales, Lycoperdales и др.), а также симбиотрофы, образующие микоризу с деревьями (виды из родов *Scleroderma, Pisolithus, Rhizopogon* и др.). Среди гастероидных гастеромицетов очень мало паразитов (например, *Rhizopogon parasiticus*, развивающийся на корнях некоторых видов сосен в Сев. Америке).

Гастероидные гомобазидиомицеты в традиционных системах группы объединяют в 9—12 порядков. Как отмечалось выше (с. 439), в классе гомобазидиомицеты представлено несколько эволюционных линий, в некоторых из них есть как гимениальные, так и гастеральные представители. Они имеют много общих черт в строении трамы плодовых тел, наличии стерильных элементов в гимении, строении и орнаментации базидиоспор и др. (например, присутствие сфероцист в траме и сетчатая орнаментация базидиоспор у Russulales и близких к этому порядку гастероидных грибов).

Данные молекулярной филогении подтверждают неоднократное возникновение гастерального типа плодовых тел в эволюции агарикоидных (Hibbett, Thorn, 2001; Binder, Hibbett, 2002). Поэтому многие микологи вводят в порядки и семейства агариковых грибов родственные им гастероидные группы (Heim, 1934; Kühner, 1980; Moser, 1983; Singer, 1986; Kirk et al., 2001). Так, семейства склеродермовые (Sclerodermataceae), ризопогоновые (Rhizopogonaceae), меланоспоровые (Melanosporaceae) и ряд других включают в порядок Boletales; дождевиковые (Lycoperdaceae), нидуляриевые (Nidulariaceae), готьериевые (Gautieriaceae) и др. — в порядок агариковые (Agaricales). Некоторые гастероидные роды относят к семействам порядков Agaricales, Boletales и Russulales. Например, гастероидные роды *Elasmomyces, Macowanites* и др. включены в семейство Russulaceae, род *Torrendia* — в семейство Amanitaceae, *Endoptychum* — в Agaricaceae, *Montagnea* — в Coprinaceae, *Galeropsis* — в Bolbitiaceae и т.д. В некоторых системах (Kirk et al., 2001) сохраняется только один гастероидный порядок Phallales,

в который, однако, отнесены некоторые афиллофороидные семейства (Gomphaceae и др.).

Для удобства характеристики мы группируем гастероидные грибы в традиционные порядки, хотя они не всегда представляют монофилетичные группы. При их выделении учитывается комплекс признаков: тип развития плодового тела, образование базидий в гимении или неупорядоченно, характер глебы и трамы, строение и длительность сохранения перидия и др. По ***длительности сохранения перидия*** эти порядки можно разделить на две группы.

У ***первой группы*** глеба обнажается только после полного созревания базидиоспор, когда она почти или полностью разрушена. Глеба обычно превращается в порошок, содержащий споры и часто капиллиций. Лишь у немногих трама сохраняется до освобождения базидиоспор. Базидии расположены в камерах неупорядоченными группами или образуют гимений на стенках камер. Тип развития плодовых тел равномерный, лакунарный, или коралловидный. Ниже приводится описание основных порядков.

## ПОРЯДОК ТУЛОСТОМОВЫЕ (TULOSTOMATALES)

Развитие плодовых тел тулостомовых происходит по равномерному типу. Глеба не образует камер, базидии располагаются в ней одиночно или группами. Зрелая глеба распадается в порошок и не разделена стерильными участками. У части видов образуется капиллиций. Плодовые тела наземные, с вытянутым деревянистым стерильным основанием или у некоторых в зрелости — с хорошо развитой деревянистой ножкой, на вершине которой формируется головка, содержащая глебу. Перидий двухслойный. Экзоперидий быстро исчезает или, разрываясь, образует вольву у основания ножки. Эндоперидий, одевающий глебу, тонкий, кожистый или бумагообразный, раскрывается на вершине правильным отверстием (род *Tulostoma*) (рис. 322, *А*) или экваториальным разрывом, после чего верхняя часть эндоперидия опадает, оставляя на ножке нижнюю часть с порошащей глебой (род *Battarea*, рис. 322, *Б*). У рода *Phellorinia* эндоперидий вскрывается неправильной щелью или разрывается и опадает. Представители порядка — сапротрофы на почве, распространенные преимущественно в степных и пустынных регионах земного шара. Представители родов *Battarea* и *Phellorinia* часто встречаются на такырах и солончаках.

## ПОРЯДОК ЛОЖНОДОЖДЕВИКОВЫЕ, ИЛИ СКЛЕРОДЕРМОВЫЕ (SCLERODERMATALES)

Развитие плодовых тел у этой группы происходит по лакунарному типу. Типичного гимения нет, базидии располагаются группами в камерах глебы. Плодовые тела шаровидные или клубневидные, сидячие или изредка с ложной ножкой, часто с хорошо развитыми мицелиальными тяжами. Перидий однослойный, толстый, кожистый или корковидный, часто чешуйчатый или бородавчатый. Глеба сначала белая, плотномясистая, позднее разделяется на камеры

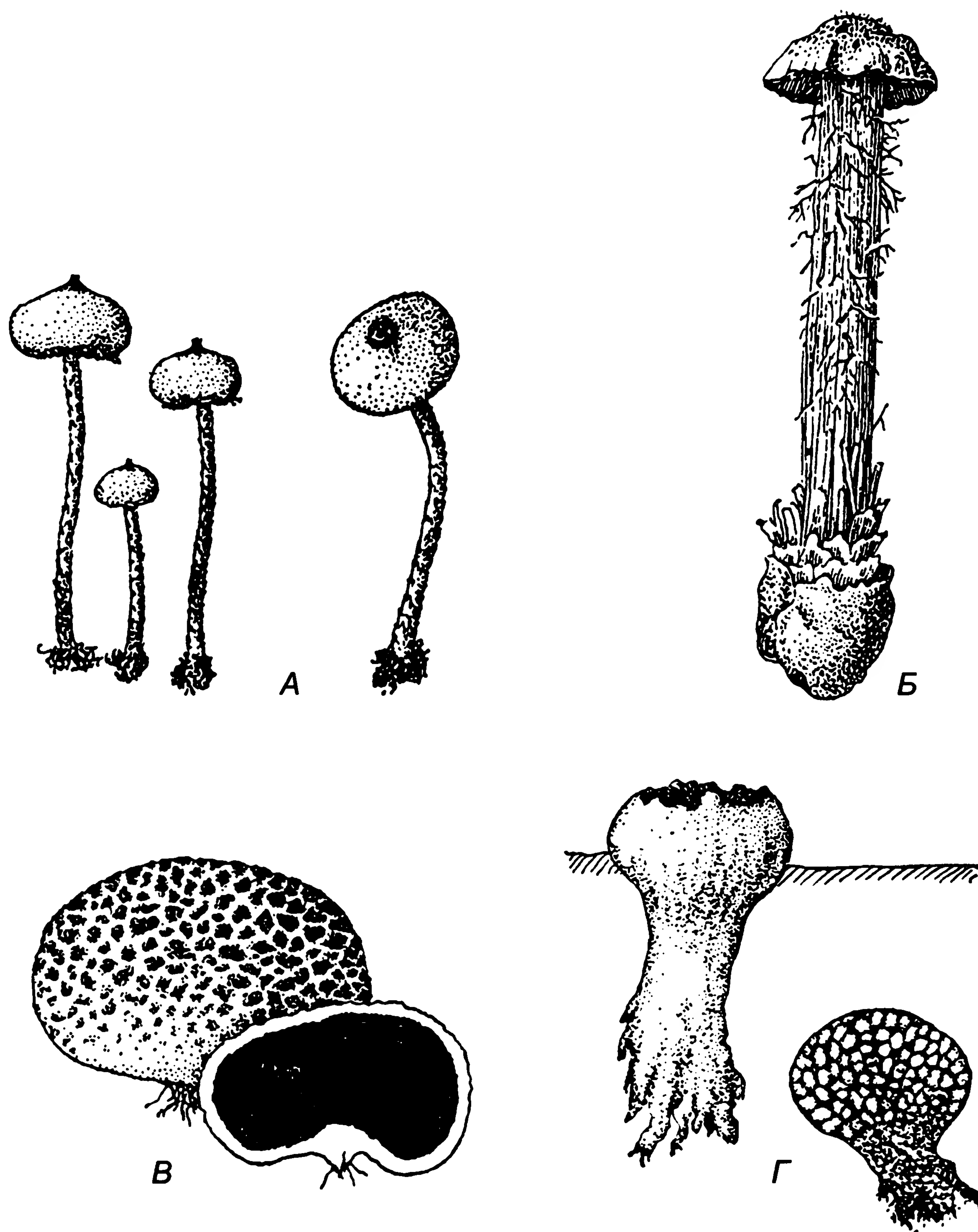



**Рис. 322.** Порядки Tulostomatales (*А, Б*) и Sclerodermatales (*В, Г*).
*А — Tulostoma*; *Б — Battarea*; *В — Scleroderma*; *Г — Pisolithus*

и приобретает черноватую, с фиолетовым оттенком окраску с белыми прожилками трамы. Вследствие длительного сохранения трамы глеба у представителей этого порядка сохраняет жесткую консистенцию до освобождения спор. Глеба в зрелости порошистая, капиллиций не образуется. Представители этого порядка обитают преимущественно в лесах и образуют микоризу с деревьями.

Виды рода ложнодождевик, или склеродерма (*Scleroderma*), образуют клубневидные или округлые плодовые тела на поверхности почвы. В лесах разного типа очень часто встречается ложнодождевик обыкновенный (*S. citrinum*, рис. 322, *В*) с толстым, кожистым, бородавчатым или чешуйчатым однослойным перидием. Базидиоспоры гладкие. Плодовые тела с приятным пряным запахом. Вид ядовит. У видов рода пизолитус (*Pisolithus*, рис. 322, *Г*) плодовые тела имеют булавовидно-грушевидную форму и ложную ножку. Их глеба распадается в зрелости

на гороховидные перидиоли с базидиями и шаровидными базидиоспорами. Виды этого рода активно образуют микоризы с деревьями и используются в последние годы при восстановлении лесов. *P. arrhizus* образует биологически активные вещества, защищающие деревья от инфекции фитопатогенными грибами.

## ПОРЯДОК ДОЖДЕВИКОВЫЕ (LYCOPERDALES)

Развитие плодовых тел у дождевиковых происходит по кораллоидному или лакунарному типу. В камерах глебы базидии образуют гимений. Плодовые тела наземные, разнообразной формы — шаровидные, грушевидные, булавовидные или звездообразные, сидячие или со стерильным основанием, часто вытянутым в ложную ножку (рис. 323). Перидий состоит из двух—четырех слоев. Экзоперидий распадается на чешуйки или куски или разрывается радиально на правильные отгибающиеся лопасти (рис. 323, *Г*). Эндоперидий кожистый или бумагообразный, вскрывается одним отверстием на вершине, многочисленными отверстиями или его верхняя часть отпадает, обнажая глебу (рис. 323, *Б*). Глеба состоит из многочисленных извилистых камер и пластинок трамы, при созревании распадается в порошкообразную массу с капиллицием. Порядок включает большое

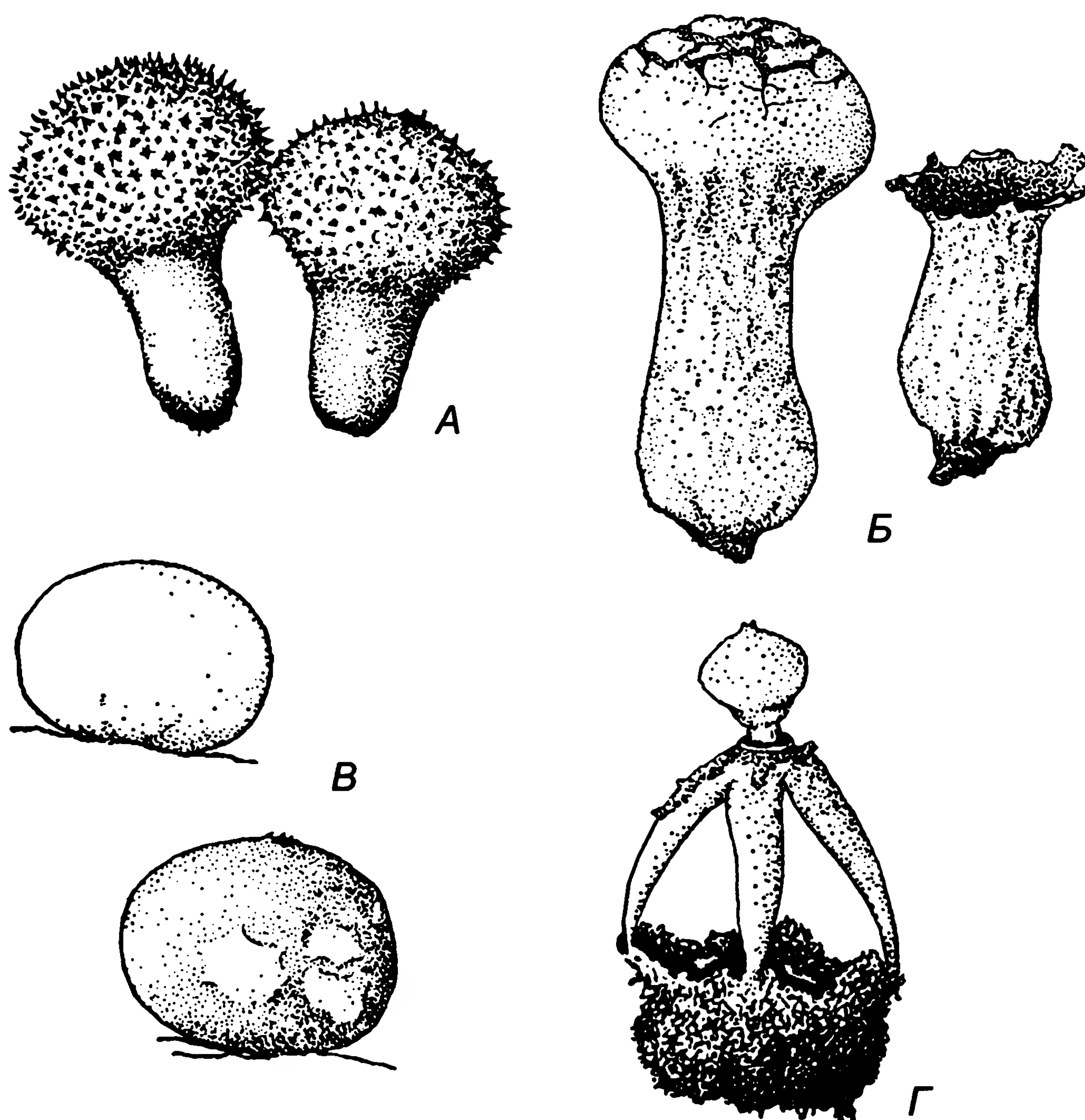



**Рис. 323.** Порядок Lycoperdales.
*А — Lycoperdon; Б — Calvatia; В — Bovista; Г — Geastrum*

число видов, разнообразных по местообитанию. Это почвенные сапротрофы или ксилотрофы, распространенные в лесах, на лугах, в степях и пустынях. Основные роды этого порядка — дождевик (*Lycoperdon*, рис. 323, *А*), головач (*Calvatia*, рис. 323, *Б*), порховка (*Bovista*, рис. 323, *В*), звездовик (*Geastrum*, рис. 323, *Г*).

Виды рода *Lycoperdon* — всем хорошо известные «дождевики». Обычный вид, часто встречающийся на почве в лесах, на лесных полянах и на лугах, — дождевик шиповатый — *L. perlatum*, с экзоперидием, покрытым крупными пирамидальными бородавочками или шипами. Белая мякоть этого вида в молодом возрасте до образования базидиоспор и автолиза трамы и базидий съедобна. В лесах на гниющей древесине широко распространен другой вид этого рода — ксилотроф *L. pyriforme* с мучнистым или мелкощетинистым экзоперидием. Представители рода *Calvatia* с головчатыми сидячими или имеющими ложную ножку плодовыми телами обычно распространены на почве в лесах, на лугах, в степях, иногда в полупустынях. В зрелом плодовом теле эндоперидий в верхней части разрушается, и оно приобретает форму чаши или кубка, наполненного массой базидиоспор с капиллицием (рис. 323, *Б*). В лесах, на лугах, в садах, на пашне можно встретить *C. utriformis* с крупными плодовыми телами размером до 16 см.

Представители рода звездовик, или земляные звездочки, — *Geastrum* (рис. 323, *Г*), растущие преимущественно на песчаной почве в хвойных лесах, вначале имеют округлую форму. При созревании экзоперидий звездчато разрывается на лопасти, которые отгибаются книзу. На вершине эндоперидия образуется отверстие, через которое рассеиваются базидиоспоры. Благодаря гигроскопичности лопасти экзоперидия в сырую погоду отгибаются вниз, а в сухую загибаются кверху, прикрывая глебу. Сейчас этот род на основании молекулярных данных отнесен к порядку Phallales (см. с. 479).

Молодая глеба дождевиков и головачей, находящаяся под перидием, остается стерильной и может использоваться как кровоостанавливающее средство. Из плодовых тел и культуры видов рода *Calvatia* и близкого к нему рода *Langermannia* выделен антибиотик кальвацин, обладающий противоопухолевой активностью.

## ПОРЯДОК ГНЕЗДОВКОВЫЕ, ИЛИ НИДУЛЯРИЕВЫЕ (NIDULARIALES)

Развитие плодовых тел гнездовковых происходит по лакунарному типу. Базидии образуют псевдогимений. Плодовые тела значительно отличаются от плодовых тел других гастероидных грибов. Они обычно небольшого размера (от 0,1—0,2 до 1,5 см), чашевидные, бокаловидные или воронковидные, сидячие, с однослойным или многослойным перидием. В них лежат, как яйца в гнезде, округлые тельца — перидиоли (рис. 324), откуда и произошло русское название группы. Перидиоли формируются в результате разрушения средних слоев трамы, образующей стерильные прослойки между камерами. Слои трамы, окружающие камеры, формируют оболочку перидиолей. Перидиоли или лежат в перидии свободно (род *Nidularia*), или прикреплены к внутренней поверхности

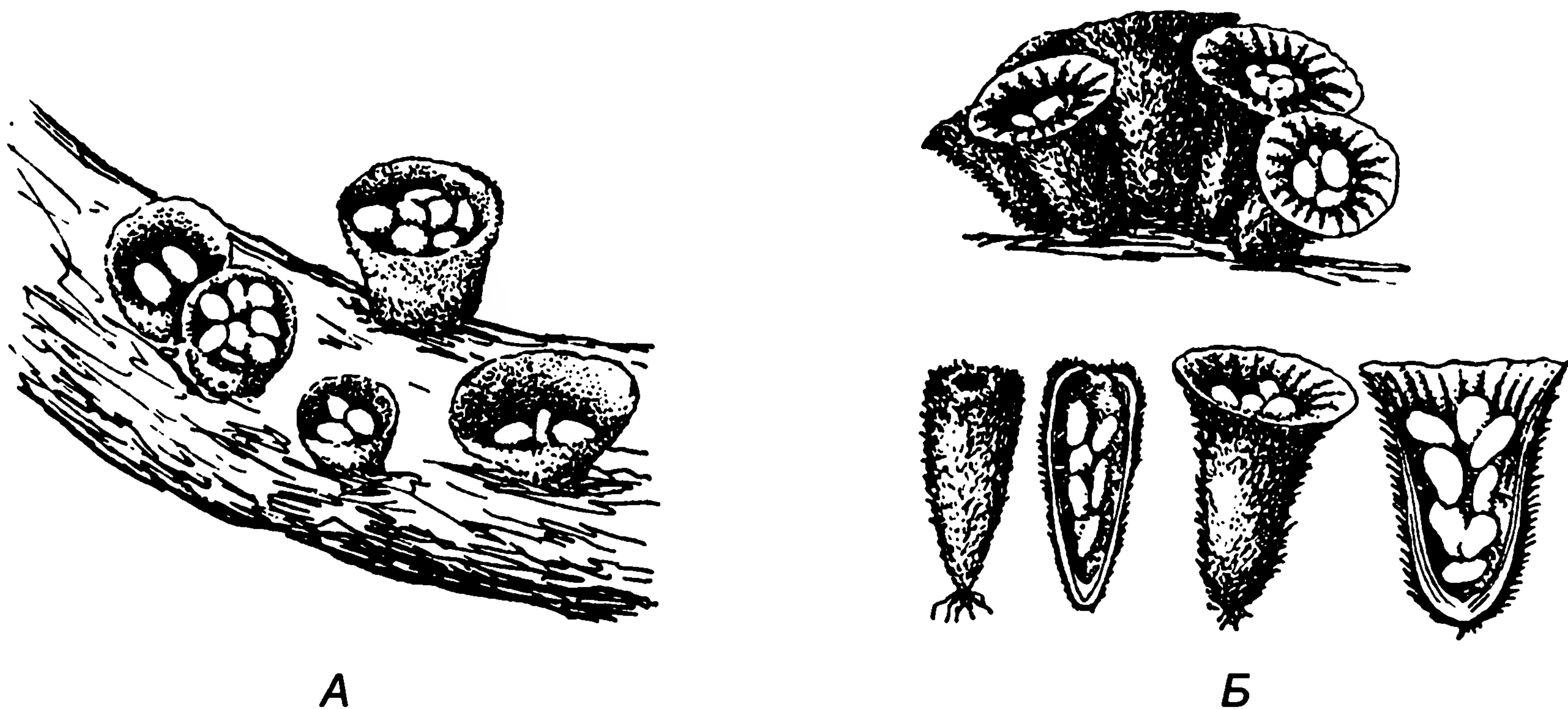



**Рис. 324.** Порядок Nidulariales.
*А — Crucibulum; Б — Cyathus*

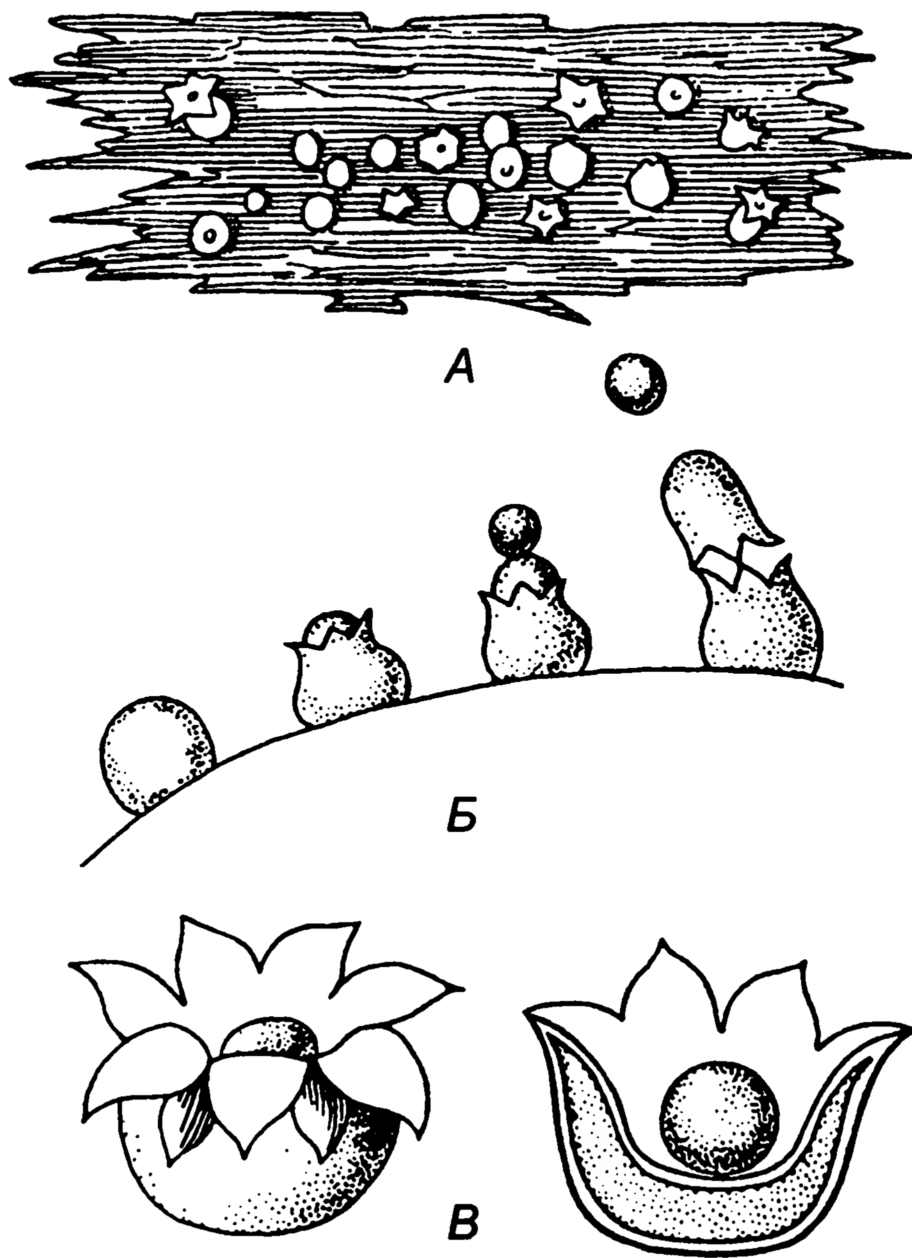



**Рис. 325.** *Sphaerobolus.*
*А* — внешний вид плодовых тел на субстрате; *Б* — последовательные стадии отбрасывания перидиоли; *В* — строение плодового тела

перидия канатиком (роды *Crucibulum* и *Cyathus*). Перидиоли имеют шаровидную или линзовидную форму, часто с очень твердой оболочкой. Перидиоли выпадают из плодовых тел целиком или выбиваются из них каплями дождя на расстояние в несколько десятков сантиметров. Базидиоспоры освобождаются после разрушения оболочек перидиолей.

К порядку принадлежат преимущественно ксилотрофы, обитающие на валежнике, небольших гнилушках, есть и сапротрофы на остатках травянистых растений. Основные роды порядка — гнездовка (*Nidularia*), бокальчик (*Cyathus*, рис. 324, *Б*), круцибулюм (*Crucibulum*, рис. 324, *А*), сфероболюс (*Sphaerobolus*, рис. 325). Виды рода *Sphaerobolus* образуют очень мелкие плодовые тела (1—2 мм ширины), растущие скученными группами на гниющей древесине и содержащие всего одну крупную перидиолю. У сферdroболюса звездчатого (*S. stellatus*) перидий многослойный, он звездчато разрывается от вершины к основанию на пять—восемь лопастей, после чего внутренний слой (эндоперидий) быстро выворачивается наизнанку. Вследствие этого перидиоля получает сильный толчок и выбрасывается из плодового тела на большое расстояние.

## ПОРЯДОК ГИМЕНОГАСТРОВЫЕ (HYMENOGASTRALES)

Развитие плодовых тел у многих представителей этого порядка происходит по аулеатному типу. Базидии — от неравномерно разбросанных по стенкам камер до собранных пучками или образующих сплошной гимений. Плодовые тела подземные или выступающие на поверхность почвы, сидячие, иногда с ножкой. Перидий плодовых тел одно- или многослойный, иногда исчезающий, часто покрыт многочисленными мицелиальными тяжами. Камеры глебы имеют разнообразную форму — от полушаровидных до вытянутых и извилистых. Трама состоит из мясистых пластинок, в зрелости соединенных с перидием; в этот период они часто расплываются, поэтому глеба в зрелости слизистая. Гименогастровые обитают исключительно в лесах, где многие из них образуют микоризу с деревьями.

У видов рода ризопогон (*Rhizopogon*) плодовые тела клубневидные, 2—5 см в диаметре, образуются в почве на небольшой глубине и в зрелости часто выступают на поверхность почвы. При созревании перидий растрескивается, открывая слизистую зеленовато-желтую глебу. Виды этого рода — микоризообразователи, перспективны при лесовосстановлении.

У ***второй группы порядков гастероидных*** базидиомицетов глеба обнажается рано, у зрелых плодовых тел она слизистая или в виде порошка базидиоспор без капиллиция. Базидии образуют гимений. Тип развития плодового тела одно- или многошляпочный, реже кораллоидный.

К этой группе принадлежат порядок веселковые (*Phallales*) и многочисленные «агарикоидные гастеромицеты», включавшиеся ранее в порядок подаксовые (*Podaxales*), а сейчас разнесенные по разным семействам порядков Boletales, Agaricales и Russulales.

## ПОРЯДОК ВЕСЕЛКОВЫЕ, ИЛИ ФАЛЛЮСОВЫЕ (PHALLALES)

Молодые плодовые тела представителей этого порядка имеют шаровидную или яйцевидную форму, реже цилиндрическую; одеты толстым белым или светлоокрашенным перидием. В зрелости перидий разрывается, и из него выходит рецептакул различного строения, несущий глебу. Глеба мясистая или желатинозная, вначале разделена на лабиринтообразные камеры. В зрелости происходит автолиз стенок камер, и глеба превращается в слизистую массу, содержащую базидиоспоры. Виды порядка Phallales обладают резким неприятным запахом, напоминающим запах падали и связанным с разложением глебы. Запах привлекает насекомых, распространяющих базидиоспоры этих грибов.

Веселковые распространены преимущественно в тропических областях земного шара, где в тропических дождевых лесах их видовое разнообразие наиболее высоко. Они часто встречаются в субтропиках. Некоторые экзотические

виды (например, цветохвостник яванский — *Anthurus javanicus*, решеточник красный — *Clathrus ruber*, рис. 326, *Б*), могут заноситься с почвой или растениями в оранжереи и акклиматизироваться в условиях умеренного климата. В лесах умеренной зоны широко распространена веселка обыкновенная — *Phallus impudicus* (рис. 326, *А*). Молодое плодовое тело этого вида одето белым толстым перидием и имеет вид крупного яйца. Внутри него дифференцируются рецептакул в виде цилиндрической полой ножки с губчатыми стенками и спороносная глеба в виде надетого на рецептакул колокола. При созревании рецептакул быстро вытягивается в длину до 30 см (скорость вытягивания может достигать 5 мм в минуту), разрывает перидий и выносит на вершине зеленовато-оливковую глебу в виде конусовидной ячеистой шляпки. Вскоре глеба расплывается в черно-зеленую слизь, содержащую базидиоспоры. В это время гриб легко обнаружить по издаваемому им неприятному запаху падали, привлекающему мух, разносящих его базидиоспоры. Иногда у этого вида образуется ***индузий*** — ажурный сетчатый колокол, спускающийся из-под шляпковидной глебы и имеющий разную длину — до середины или до основания рецептакула. В народной медицине этот вид применяют как средство против подагры и ревматизма под названием «земляное масло», при этом используют внутренний слизистый слой перидия. Молодое плодовое тело в стадии яйца съедобно.

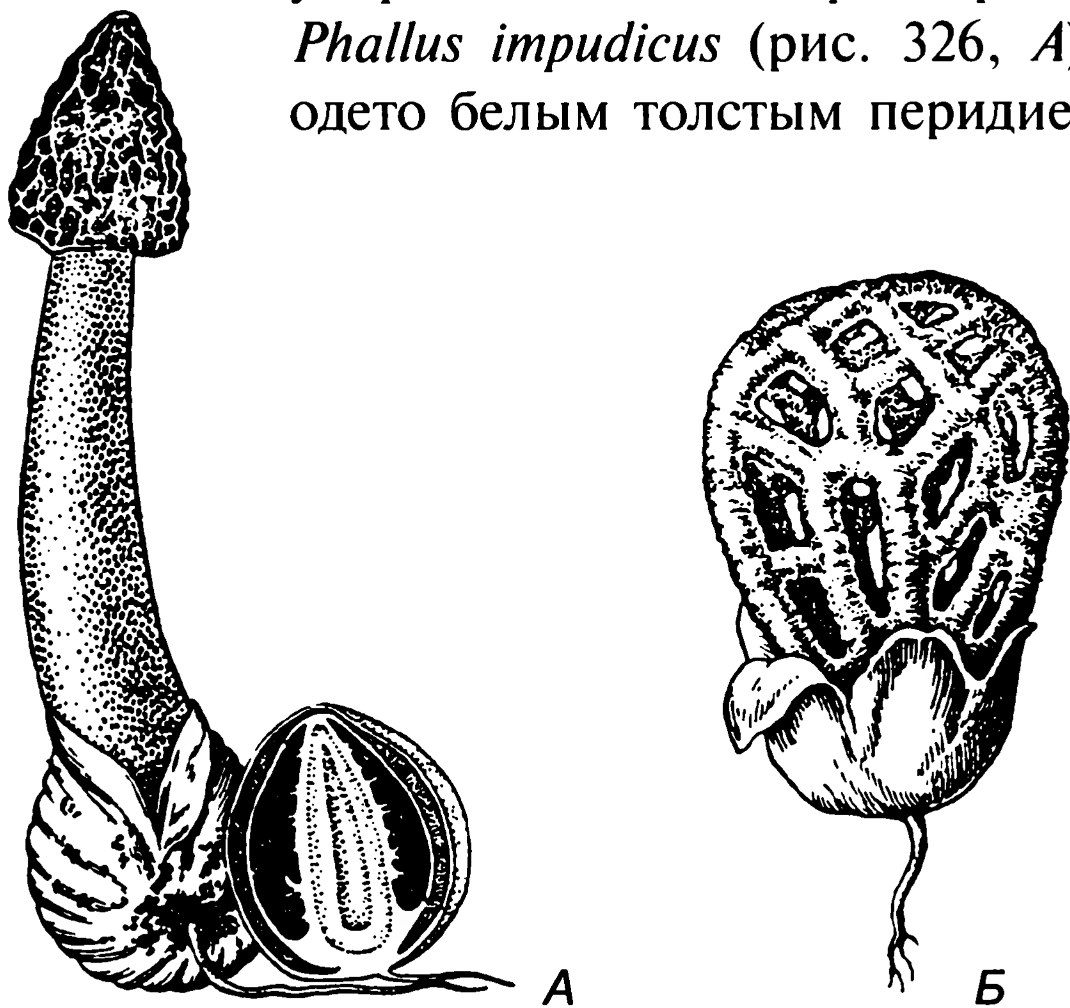



**Рис. 326.** Порядок *Phallales*.
*А — Phallus*; *Б — Clathrus*

В подзоне широколиственных лесов большими группами встречается мутинус собачий (*Mutinus caninus*), по форме напоминающий веселку. Рецептакул у этого вида бледно-оранжевый или красноватый, переходящий на вершине в маленькую головку, несущую оливковую слизистую глебу. У решеточника красного (*Clathrus ruber*, рис. 326, *Б*), распространенного в тропиках и субтропиках, рецептакул в виде сетчатого или решетчатого яйцевидного образования ярко-красного цвета, внутри которого находится темно-оливковая глеба, выстилающая его толстым слизистым слоем. Цветохвостник яванский (*Anthurus javanicus*) имеет сходное строение, но его рецептакул образует короткую ножку. От нее вверх отходят три—восемь лопастей, сросшихся на вершине, отчего плодовое тело имеет веретеновидную форму. Снаружи лопасти розовато-красные, внутри покрыты оливковой глебой. Причудливые формы плодовых тел и контрастные яркие краски рецептакула придают плодовым телам веселковых очень своеобразный красивый вид, за что они получили у ботаников название «грибы-цветы».

## Агарикоидные гастеромицеты

Так называемые «агарикоидные гастеромицеты» — группа гастероидных грибов, включаемых сейчас в различные семейства порядков агарикоидных грибов — Boletales, Agaricales и Russulales. Молодые плодовые тела у этой группы грибов яйцевидные или цилиндрические, одетые перидием. Затем перидий разрывается и глеба приобретает вид шляпки, сидящей на центральной ножке. Тип развития плодового тела одношляпочный. Глеба состоит вначале из лабиринтовидных камер, из стенок которых затем образуются пластинки, прикрепленные к внутренней стороне перидия. У части родов пластинки сохраняются (например, род монтанея — *Montagnea*, рис. 327, *А*), у других при полном созревании они превращаются в порошок (например, род подаксис — *Podaxis*, рис. 327, *Б*). Представители этой группы обитают преимущественно в степных и пустынных зонах земного шара.

Виды рода *Montagnea* образуют плодовые тела с сильно удлиняющейся ножкой, у основания которой остатки перидия образуют вольву. На вершине ножки

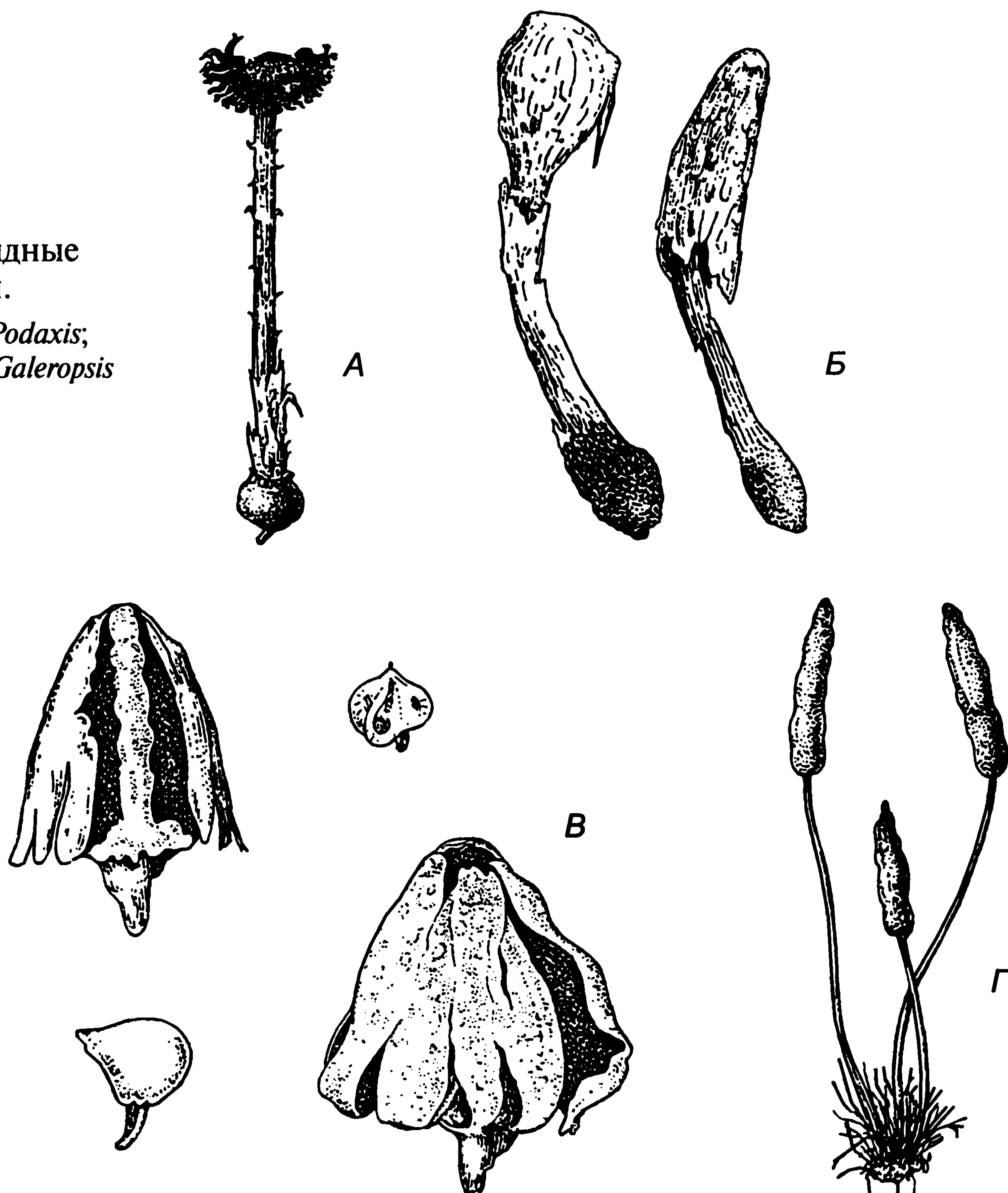



**Рис. 327.** Агарикоидные гастеромицеты.
*А* — *Montagnea*; *Б* — *Podaxis*; *В* — *Endoptychum*; *Г* — *Galeropsis*

располагается шляпковидный диск. Глеба состоит из пластинок, которые радиально прикреплены к внутренней стороне или краю диска. Пластинки глебы частые, немного извитые, твердые, черные. По внешнему виду такое плодовое тело напоминает шляпочные грибы. Род близок к семейству навозниковые (Coprinaceae), куда его и относят многие микологи. *Montagnea arenicola* широко распространена в песчаных пустынях и степях.

К этой группе относятся также роды галеропсис (*Galeropsis*, рис. 327, *Г*), плодовые тела представителей которого состоят из веретеновидной шляпки с тонкой длинной ножкой без вольвы, близкий к семейству Bolbitiaceae; эндоптихум (*Endoptychum*, рис. 327, *В*), характеризующийся долго закрытыми плодовыми телами с очень короткой ножкой и ширококонической или шаровидной шляпкой, близкий к семейству Agaricaceae, и многие другие.

## ОТДЕЛ ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ, ИЛИ АНАМОРФНЫЕ ГРИБЫ (DEUTEROMYCOTA)

Дейтеромицеты, или анаморфные грибы, наряду с аскомицетами и базидиомицетами представляют один из крупнейших отделов грибов, включающий около 30% всех известных видов. Этот отдел объединяет грибы с септированным мицелием, весь жизненный цикл которых проходит в анаморфной, гаплоидной стадии, без смены ядерных фаз. Поэтому в прошлом эту группу грибов часто называли «несовершенными грибами» в противоположность имевшим в цикле развития телеоморфу «совершенным грибам».

Часто к группе дейтеромицетов относят как анаморфные виды, полностью утратившие способность образовывать телеоморфы, так и виды, обычно развивающиеся в анаморфной стадии, но в определенных условиях образующие телеоморфу, и анаморфы холоморфных видов (т.е. видов, всегда имеющих в цикле развития телеоморфу и анаморфу, см. также с. 338). Формально виды, образующие телеоморфы хотя бы спорадически, должны быть отнесены к таксону согласно этой телеоморфе, т.е. к соответствующим группам аскомицетов или, реже, базидиомицетов, и только строго анаморфные виды могут быть включены в Deuteromycota. В то же время в ключи для определения дейтеромицетов обычно включают и анаморфы холоморфных видов, так как в природе и в культуре на питательных средах исследователь чаще имеет дело именно с этой стадией.

Многие микологи возражают против выделения этого отдела, так как дейтеромицеты являются группой, гетерогенной по происхождению. В прошлом дейтеромицеты часто рассматривали как временную искусственную группу, объединяющую грибы, у которых известны только конидиальные стадии, а половые стадии — (сумчатые или базидиальные) пока не обнаружены. Предполагали, что по мере накопления знаний для всех несовершенных грибов будут найдены телеоморфы и эти грибы займут соответствующее место в системе среди аскомицетов или базидиомицетов.

Этот взгляд поддерживался тем, что у многих аскомицетов и некоторых базидиомицетов телеоморфы образуются редко, их трудно найти в природе и получить в условиях культуры. В процессе исследования дейтеромицетов многие из них действительно удалось связать с телеоморфными стадиями, доказать, что они представляют конидиальные стадии высших грибов (аскомицетов, значительно реже — базидиомицетов). Например, сумчатые стадии были найдены у многих видов аспергиллов (*Aspergillus*), фузариумов (*Fusarium*), представителей родов *Bipolaris, Drechslera* и многих других дейтеромицетов. Однако для большинства представителей этой группы связь с телеоморфами не установлена.

Особенно распространился такой взгляд на дейтеромицеты в последние два десятилетия, когда в систематике и филогенетике грибов стали широко использоваться молекулярные методы и соответственно кладистский подход к системе, поскольку с позиций кладистики таксоном может быть только монофилетичная группа, а дейтеромицеты таковой заведомо не являются. Редукция полового процесса и увеличение роли анаморф в сохранении вида хорошо прослеживаются в разных, далеко отстоящих друг от друга группах аскомицетов, например у эвроциевых (Eurotiales), гипокрейных (Hypocreales), некоторых леоциевых (Leotiales) и в некоторых группах базидиомицетов. Утрата половых спороношений, по-видимому, происходила независимо в разных группах аскомицетов и базидиомицетов, поэтому полифилетичность дейтеромицетов очевидна.

Таким образом, дейтеромицеты существенно отличаются от других таксонов грибов, представители которых имеют общих предков, и могут образовать только формальный таксон. Искусственность любой системы такого таксона очевидна, а включение его составляющих в естественную систему возможно только путем установления их связей с исходными группами. Для некоторых из них аффинитет прослеживается достаточно четко (например, роды *Aspergillus, Penicillium* — Eurotiales; *Trichoderma, Fusarium* — Hypocreales), однако для большинства анаморфных видов установление таких связей сложно и требует специальных исследований методами, ставшими доступными только в последние годы. Следует отметить, что анаморфы мучнисторосяных (Erysiphales) и ржавчинных грибов (Uredinales), связи которых с телеоморфами очевидны, всегда помещались в соответствующие телеоморфные таксоны, а не в группу дейтеромицетов.

Молекулярные филогенетики считают необходимой интеграцию анаморфных видов в систему телеоморфных грибов. Как результат такого подхода дейтеромицеты отсутствуют во многих современных системах в качестве самостоятельного отдела, а распределены по соответствующим таксонам аскомицетов.

Для практической интеграции анаморфных грибов в систему аскомицетов и базидиомицетов рекомендуют использовать молекулярные методы. Однако, хотя сейчас уже собраны обширные данные о связях анаморфных видов с телеоморфными, они далеко не полностью охватывают все их разнообразие. Дейтеромицеты (анаморфные виды) — реально существующая группа грибов. Их полная интеграция в общую систему грибов — дело будущего, классификация же группы для практических целей требуется сейчас. Например, для идентификации видов необходимы таксоны и названия.

Исходя из этого мы сохраняем в системе грибов отдел дейтеромицеты (Deuteromycota), принимая во внимание, что это — искусственная формальная группа, выделяемая только на основании одного признака — отсутствия в цикле развития телеоморфы. Ниже приводится характеристика этого отдела.

Вегетативное тело дейтеромицетов представляет собой хорошо развитый ветвящийся гаплоидный мицелий, большей частью состоящий из многоядерных клеток. В мицелии всегда имеются септы (перегородки), обычно с простыми порами, как у аскомицетов (см. рис. 233). Существуют немногочисленные дейтеромицеты и с септами, характерными для базидиомицетов. У аспорогенных дрожжей мицелий отсутствует, а вегетативное тело представлено почкующимися клетками (см. рис. 240).

Большинство дейтеромицетов размножаются при помощи конидий, лишь у немногих конидиальное спороношение отсутствует. Такие грибы часто образуют склероции (например, *Rhizoctonia*), а иногда встречаются только в виде стерильного мицелия.

Споры бесполого размножения — конидии — образуются на гаплоидном мицелии на многоклеточных, реже одноклеточных конидиеносцах, представляющих собой ветви мицелия, обычно поднимающиеся над ним. Они могут быть малодифференцированными, могут не отличаться от вегетативных гиф мицелия, но чаще хорошо развиты. Увеличение продукции конидий достигается путем различного ветвления конидиеносцев (мутовчатое, моноподиальное, симподиальное, дихотомическое) (рис. 328, *А*), образования расширений или вздутий, несущих группы спор и расположенных на вершине конидиеносцев или интеркалярно (рис. 328, *В*), а также формированием конидий в длинных акропетальных и базипетальных цепочках (рис. 328, *Б*).

У многих дейтеромицетов конидиеносцы объединены в группы на мицелии или внутри споровместилищ — ***пикнид***. Простейшая форма такой агрегации конидиеносцев — ***коремии***. Многочисленные конидиеносцы развиваются тесно сближенным пучком, обычно склеиваясь своими боками, а иногда анастомозируя. В результате этого образуется компактная колонка, на вершине которой на веточках конидиеносцев синхронно развиваются конидии (рис. 328, *Г*). У ряда дейтеромицетов конидиеносцы образуют слой на поверхности выпуклого сплетения гиф или стромы в виде подушечек. Этот тип конидиального спороношения называют спородохиями (рис. 328, *Д*). Если конидиальные спороношения такого типа имеют слизистую или желеобразную консистенцию, а в основании более рыхлое сплетение гиф мицелия, их называют пионнотами. Конидии, формирующиеся в пионнотах, всегда погружены в слизь.

Ложа по характеру агрегации конидиеносцев напоминает спородохии, но конидиеносцы в них образуют тесный слой не на выпуклой строме, а на более или менее плоском сплетении гиф. Они часто встречаются у дейтеромицетов — паразитов растений. Ложе представляет собой в этом случае тесно скученные многочисленные конидиеносцы, сначала развивающиеся в ткани хозяина под кутикулой или эпидермисом, а затем прорывающие их и выступающие наружу (рис. 328, *Е*).

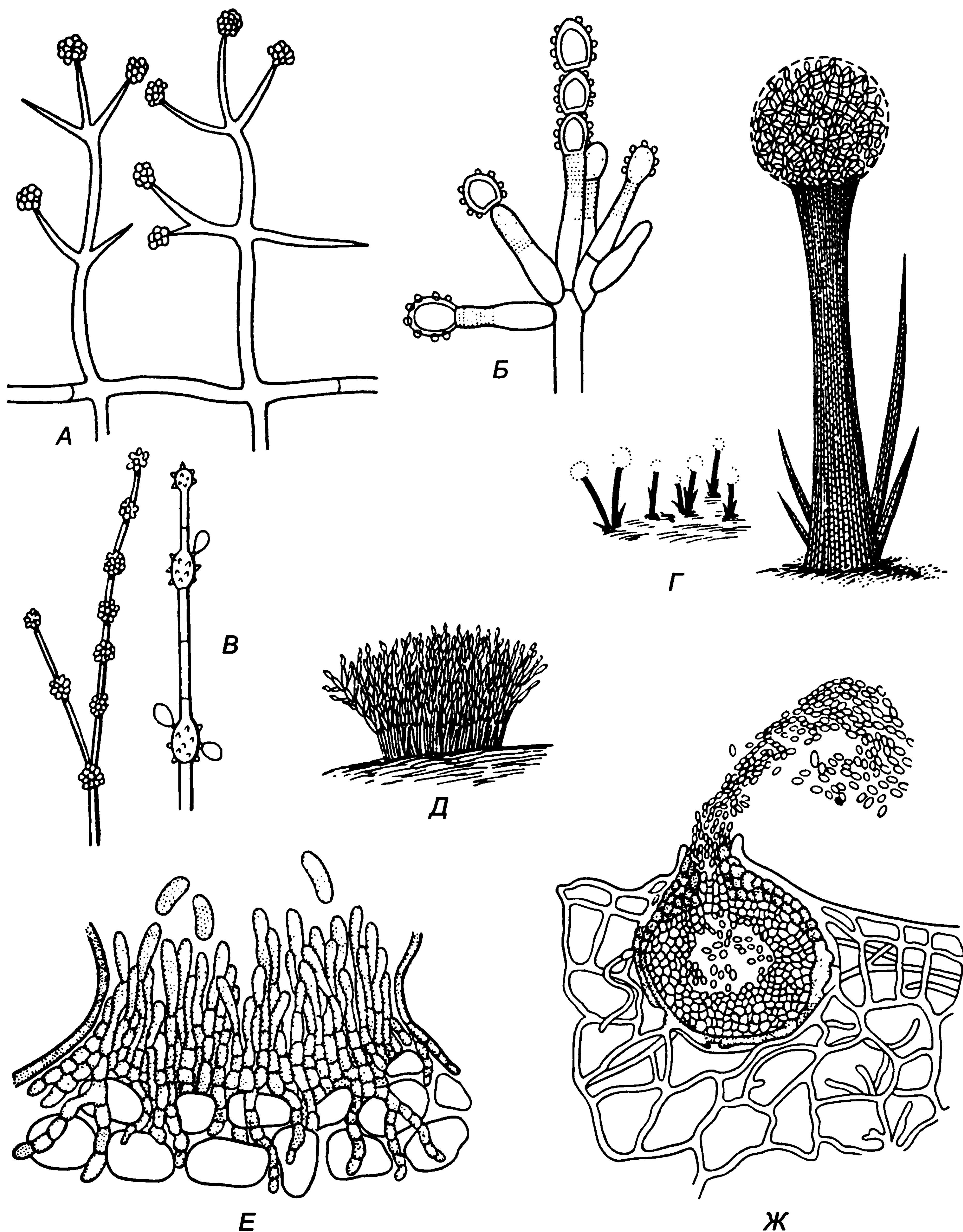



**Рис. 328.** Типы конидиальных спороношений.
*А—В* — одиночные конидиеносцы; *Г* — коремия; *Д* — спородохия; *Е* — ложе; *Ж* — пикнида

Наиболее сложная конидиальная структура — пикниды. Они имеют обычно шаровидную или кувшиновидную форму, одеты плотной светлой или темноокрашенной оболочкой с узким отверстием — порусом на вершине. Внутри пикниды плотным слоем образуются короткие конидиеносцы, на которых развиваются

конидии, выходящие затем из пикниды через порус или трещины в оболочке, часто в массе слизи (рис. 328, *Ж*).

Формирование конидий из конидиогенных клеток может происходить разными способами. По типу развития конидии дейтеромицетов относят к двум типам. ***Таллические конидии, или таллоконидии*** (***артроконидии, меристемартроконидии*** и др.) образуются в результате трансформации элемента мицелия (конидиеносца или гифы). Увеличение размеров и дифференциация таких конидий происходят после отделения их септой от конидиогенной клетки; таким образом, конидии этого типа развиваются из целой клетки. Артроконидии образуются в результате фрагментации конидиеносца или гифы, например у видов рода *Geotrichum* (рис. 329, *А*). У некоторых грибов, например дерматофитов, образуются одиночные терминальные таллоконидии, или алевриоспоры (рис. 329, *Б*).

Второй тип образования конидий — ***бластический*** — характеризуется заметным увеличением зачатка конидии до его отделения перегородкой от конидиогенной клетки. Таким образом, конидии развиваются здесь из части клетки в отличие от конидий первого типа. На основе участия стенки конидиогенной клетки в формировании стенки конидии разграничивают три типа бластогенных конидий. У ***бластоконидий*** (***или бластоспор***) наблюдается холобластический тип развития: все слои стенки конидиогенной клетки участвуют в образовании стенки конидии. Бластоконидия развивается как вздутие конца конидиогенной клетки, которое затем отделяется перегородкой (этот процесс напоминает почкование у сахаромицетов). Часто наблюдаются акропетальные цепочки бластоконидий, например у видов из рода *Cladosporium* (рис. 329, *В*).

Для ***пороконидий*** и ***фиалоконидий*** характерен ***энтеробластический тип*** развития. В формировании клеточной стенки пороконидий (или пороспор) принимает участие только внутренний слой клеточной стенки конидиогенной клетки. Они образуются путем почкования через поры в стенках конидиогенных клеток. Пороконидии обычно толстостенные, располагаются по одной на вершине и по бокам конидиеносца. Конидии этого типа известны у представителей родов *Bipolaris, Drechslera, Curvularia* и некоторых других гифомицетов (рис. 329, *Г*). Наконец, при образовании третьего типа бластогенных конидий — фиалоконидий (или фиалоспор) клеточная стенка конидии формируется заново, и стенка конидиогеной клетки не участвует в ее возникновении.

Для некоторых видов грибов предполагают участие внутреннего слоя стенки конидиогенной клетки в построении стенки фиалоконидий, как и пороконидий. Фиалоконидии развиваются на фиалидах — конидиогенных клетках, обычно утолщенных у основания и слегка оттянутых в верхней части (рис. 329, *Д*). Важный отличительный признак фиалид — стабильный конидиогенный локус, т.е. их длина в процессе образования конидий не изменяется. Фиалоконидии образуют базипетальные цепочки или собираются в ложные головки, часто в слизи, на вершине фиалиды. Конидии такого типа характерны, например, для грибов из родов *Acremonium*, *Penicillium*, *Aspergillus, Fusarium* и многих других.

Близкий к фиалоконидиям тип конидий — ***аннелоконидии***. Они образуются на конидиогенных клетках — аннелидах — энтеробластически, но в процессе их формирования аннелиды удлиняются в результате пролиферации через рубец отделившейся конидии. В результате повторения этого процесса на вершине

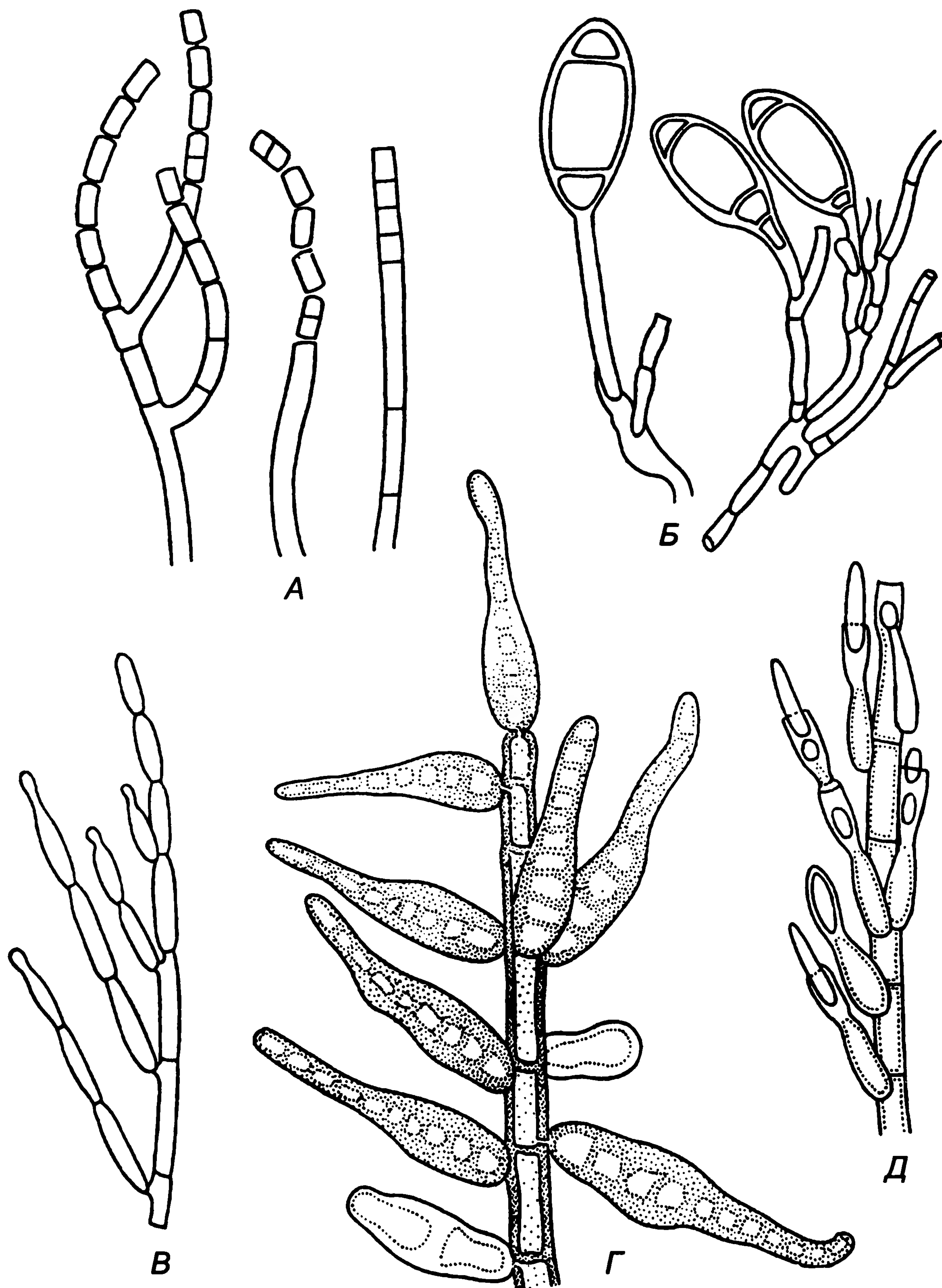



**Рис. 329.** Типы морфогенеза конидий.

*А* — артроспоры; *Б* — алевриоспоры; *В* — бластоспоры; *Г* — пороспоры; *Д* — фиалоспоры

аннелиды образуются многочисленные следы рубцов от последовательных конидий (рис. 328, *Б*).

Конидии дейтеромицетов разнообразны по морфологии. Они могут быть одноклеточными или с различным числом перегородок, иногда муральными (с поперечными и продольными перегородками). Обычно они шаровидные или эллипсоидные, но у некоторых известны нитевидные, звездчатые или спирально закрученные конидии. У водных гифомицетов они чаще всего три- или тетрарадиальные, реже сигмоидные (см. рис. 189, *А*). Окраска конидий светлая или темная, буровато-коричневая, что связано с наличием в них меланинов.

Конидии несовершенных грибов, имеющие сухую поверхность, распространяются в основном воздушными течениями. В воздухе можно в больших количествах обнаружить конидии таких грибов, как виды из родов *Alternaria, Cladosporium, Penicillium* и многих других. В распространении представителей несовершенных грибов, конидии которых погружены в слизь, участвуют вода (часто капли дождя) или мелкие животные. При низкой влажности воздуха и высыхании слизи такие конидии переносятся также токами воздуха. Конидии дейтеромицетов, как правило, освобождаются пассивно.

Дейтеромицеты размножаются только бесполым путем, как клональные организмы, поэтому можно было бы предположить, что все особи, происшедшие из конидий, образовавшихся в одной колонии, и последующие их поколения будут изменяться очень мало — только за счет немногочисленных спонтанных мутаций — и развиваться практически в виде чистых линий. Однако в природе у несовершенных грибов этого никогда не наблюдается. Напротив, они представляют одну из наиболее вариабельных и подвижных в экологическом отношении групп грибов, именно поэтому весьма широко распространенную в природе и заселяющую самые разнообразные субстраты. Это объясняется тем, что у несовершенных грибов очень часто мицелий гетерокариотичен, т.е. содержит генетически различные ядра. Происхождение гетерокарионов может быть различным — в результате мутации, изменений генома под воздействием мобильных, генетических элементов, формирования многоядерных конидий из многоядерных конидиогенных клеток, содержащих ядра разных типов, наконец, в результате образования анастомозов между мицелиями. Однако образование гетерокариотического мицелия у дейтеромицетов в результате анастомозирования в значительной степени ограничено существованием вегетативной, или гетерогенной, несовместимости.

Гетерокариоз известен в различных таксономических группах грибов и грибоподобных организмов — у аскомицетов, оомицетов и др., но у анаморфных грибов он представляет собой основной механизм изменчивости. В процессе развития гетерокариотического мицелия число ядер того или иного типа может варьировать в зависимости от изменения условий среды, обеспечивая таким образом адаптацию гриба к этим изменениям. Колебания числа ядер разных типов в зависимости от условий обитания обнаружены, например, у некоторых представителей родов *Fusarium* и *Penicillium.*

В некоторых случаях гетерокариоз может быть основой рекомбинации признаков. Однако в этом случае происходит не мейотическая, а митотическая рекомбинация: при митозе в изредка образующихся в гетерокариотическом мицелии диплоидных ядрах. Такие ядра, как правило, нестабильны и могут гаплоидизироваться в результате утраты ими хромосом. Процесс рекомбинации такого типа был назван парасексуальным процессом (Дж. Понтекорво). Парасексуальный процесс наблюдается в лабораторных экспериментах у разных групп грибов, однако его роль в природе пока остается неясной.

Дейтеромицеты широко распространены в природе во всех зонах земного шара. Многие из них обитают как сапротрофы в почве, составляя большую часть почвенных грибов. Они в изобилии встречаются на различных растительных

субстратах, реже на субстратах животного происхождения. Эти группы принимают активное участие в разложении органических остатков и почвообразовательном процессе. Например, виды рода *Trichoderma* — активные разрушители целлюлозы. Некоторые сапротрофные дейтеромицеты вызывают плесневение пищевых продуктов и порчу различных промышленных изделий.

Многочисленная группа несовершенных грибов паразитирует на высших растениях. Они вызывают серьезные болезни сельскохозяйственных культур, принося большой экономический ущерб: увядание (*Fusarium oxysporum* и *Verticillium dahliae*, поражающие хлопчатник и другие растения), различные пятнистости (виды *Septoria, Cercospora* и др.), гнили (виды *Fusarium* и др.).

Некоторые представители этого класса вызывают заболевания у животных и человека, например дерматомикозы. Развиваясь на зерне и других продуктах питания, отдельные несовершенные грибы выделяют в них токсины, которые могут вызывать тяжелые отравления при использовании таких продуктов в пищу человеком или при кормлении ими животных (например, трихотецены, образуемые многочисленными видами из родов *Fusarium, Stachybotrys, Myrothecium* и др.).

Среди несовершенных грибов известны многочисленные продуценты биологически активных веществ, используемые при производстве антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина, трихотецина, фузидина), различных ферментов и органических кислот. Несовершенные грибы, паразитирующие на насекомых-вредителях (энтомофильные грибы) и грибах, патогенных для растений (микопаразиты или микофильные грибы), используются для разработки биологических методов защиты растений от вредителей и болезней.

Основой для современной системы дейтеромицетов послужила система несовершенных грибов, разработанная в конце XIX в. П.А. Саккардо. На основе строения конидиального аппарата этот отдел подразделяют на три класса. Класс гифомицеты (Hyphomycetes) включает дейтеромицеты, образующие одиночные конидиеносцы и конидиеносцы, соединенные в коремии и спородохии, и соответствует порядку гифомицеты (Hyphomycetales) системы Саккардо. Класс целомицеты (Coelomycetes) объединяет дейтеромицеты, формирующие ложа и пикниды (порядки меланкониевые — Melanconiales и сферопсидные — Sphaeropsidales системы Саккардо). Третий класс (Agonomycetes) соответствует группе *Mycelia sterilia* системы Саккардо и объединяет дейтеромицеты, у которых отсутствуют конидиальные спороношения, а развивается только стерильный мицелий, иногда со склероциями. Эта система искусственная и служит лишь для упорядочения большого разнообразия анаморфных видов.

Следует учитывать, что хотя в системе дейтеромицетов пользуются теми же таксономическими категориями, что и для других групп грибов, в них вкладывается иной смысл: это искусственные формальные группы, выделяемые на основе чисто внешнего сходства организмов, а не их родства. Например, род дейтеромицетов часто не соответствует истинному роду в обычном понимании — группе близкородственных видов. Он представляет искусственную группу, объединяющую виды со сходными конидиальными спороношениями, называемую обычно (в отличие от родов других организмов) формальным родом. Известно, что один род аскомицетов часто включает виды с разными конидиальными стадиями.

Так, у рода *Mycosphaerella* известны конидиальные спороношения типа *Ramularia, Cercospora, Septoria* и др., у рода *Nectria — Acremonium, Fusarium, Tubercularia, Cylindrocarpon.* С другой стороны, конидиальные спороношения различных родов аскомицетов, даже относящихся к разным порядкам, часто очень похожи. В результате этого в один род дейтеромицетов нередко входят роды, связанные по происхождению с представителями не только разных родов, но и разных порядков высших грибов.

## Класс гифомицеты (Hyphomycetes)

Гифомицеты — наиболее обширный и разнообразный в морфологическом и экологическом отношении класс дейтеромицетов. Они объединяют виды с одиночными конидиеносцами, а также с конидиеносцами, собранными в коремии и спородохии. Представители этого класса широко распространены в природе и имеют большое значение в практической деятельности человека. Они обитают как сапротрофы в почве и на растительных остатках, активно участвуя в процессах разложения органического вещества и образования гумуса. Некоторые из них могут служить индикаторами типа и стадии загрязнения водоемов. Водные гифомицеты играют существенную роль в разложении органических остатков растительного происхождения и образования детрита в водоемах.

Среди гифомицетов много паразитов, развивающихся на растениях, некоторых животных и грибах. Сюда относятся, в частности, дерматофиты так называемой антропофильной группы (заражают только человека), полностью утратившие телеоморфы. Многие болезни возделываемых растений, вызываемых гифомицетами, приносят большой ущерб сельскому хозяйству. Грибы—паразиты насекомых-вредителей и фитопатогенных грибов нередко значительно снижают численность популяций своих хозяев и используются для разработки биологических методов их контроля.

Известны хищные грибы, способные при помощи специальных ловчих приспособлений улавливать микроскопических животных (нематод и др.) и использовать их в пищу. Многие гифомицеты — продуценты антибиотиков, ферментов и других веществ — широко используются в микробиологической промышленности. Большая группа представителей этого класса образует микотоксины, вызывающие токсикозы у человека и животных.

Наиболее широко распространенная группа гифомицетов — представители рода пеницилл (*Penicillium*) (см. также с. 362). Конидиеносцы у видов этого рода образуются на мицелии одиночно; у некоторых видов объединяются в коремии. Они разветвлены на вершине в виде кисточки. Наиболее просто устроенные кисточки пенициллов состоят из мутовки фиалид, расположенных на вершине конидиеносца, однако чаще они сложены из веточек, на которых развиваются метулы, а на них — мутовки фиалид (см. рис. 243). У некоторых пенициллов есть телеоморфы; такие виды относятся к отделу аскомицеты (см. с. 362). Однако у большинства видов этого рода сумчатые стадии неизвестны.

Пенициллы широко распространены в почве, они часто развиваются в виде плесеней на различных субстратах преимущественно растительного происхождения. Среди них известны немногочисленные паразиты невегетирующих частей растений — плодов, луковиц и др. Как пример можно привести виды пенициллов, поражающие плоды цитрусовых и вызывающие их гниение, — *P. digitatum* и *P. italicum*. Развиваясь на апельсинах или других цитрусовых, эти грибы образуют на их поверхности хорошо заметную плесень — налет конидиеносцев зеленовато-оливкового или сине-зеленого цвета.

Большое значение имеют представители этого рода, синтезирующие биологически активные вещества — антибиотики. Первым антибиотиком, получившим широкое распространение в медицине, был пенициллин, продуцируемый *P. chrysogenum* и другими видами этого рода. *P. chrysogenum* встречается в почве и на различных органических остатках. В культуре на питательных средах он образует зеленые колонии, выделяющие в среду желтый пигмент. Этот вид используется как продуцент пенициллина в производстве. Пенициллин подавляет развитие многочисленных патогенных грамположительных бактерий — стафилококков и др. Сейчас получены полусинтетические производные этого антибиотика, действующие на более широкий круг болезнетворных бактерий (грамотрицательные, бактерии, устойчивые к природным пенициллинам, и др.).

Пенициллы используются и для производства другого антибиотика — гризеофульвина, применяемого в медицине для лечения дерматомикозов, вызываемых грибами-дерматофитами.

Представители широко распространенного рода аспергилл (*Aspergillus*) образуют конидиеносцы, верхняя часть которых имеет вздутие в виде пузыря. На нем развиваются фиалиды, а на них — базипетальные цепочки фиалоконидий (см. рис. 242). Как и у пенициллов, у некоторых аспергиллов известны сумчатые стадии, относящиеся к порядку эвроциевые (с. 361).

Аспергиллы обитают в почвах и на различных субстратах преимущественно растительного происхождения. Хорошо известный вид этого рода — *A. niger*. Он встречается в почвах всего земного шара, а также часто образует черную плесень на различных продуктах и материалах. В культуре этот гриб формирует характерные черные колонии. Он широко используется в микробиологической промышленности для получения органических кислот (например, лимонной) и ферментов — амилаз, протеиназ и др.

Распространенный в почвах и особенно на продуктах растительного происхождения (зерно, земляные орехи и др.), *A. flavus* образует микотоксины — афлатоксины, обладающие гепатотоксическим и канцерогенным действием.

Среди гифомицетов известны многочисленные паразиты растений, нередко вызывающие их серьезные заболевания, например гнили различных органов (серая гниль многих растений, вызываемая грибами из рода *Botrytis*, корневые гнили злаков и др.), поражения проводящей системы, приводящей к увяданию (вилт хлопчатника и других растений, вызываемый грибами из родов *Verticillium* и *Fusarium*), некрозы тканей, проявляющиеся в виде пятнистостей различных органов (церкоспороз сахарной свеклы, вызываемый *Cercospora beticola*), гельминтоспориозы многих растений, вызываемые грибами из родов *Bipolaris, Drechslera*,

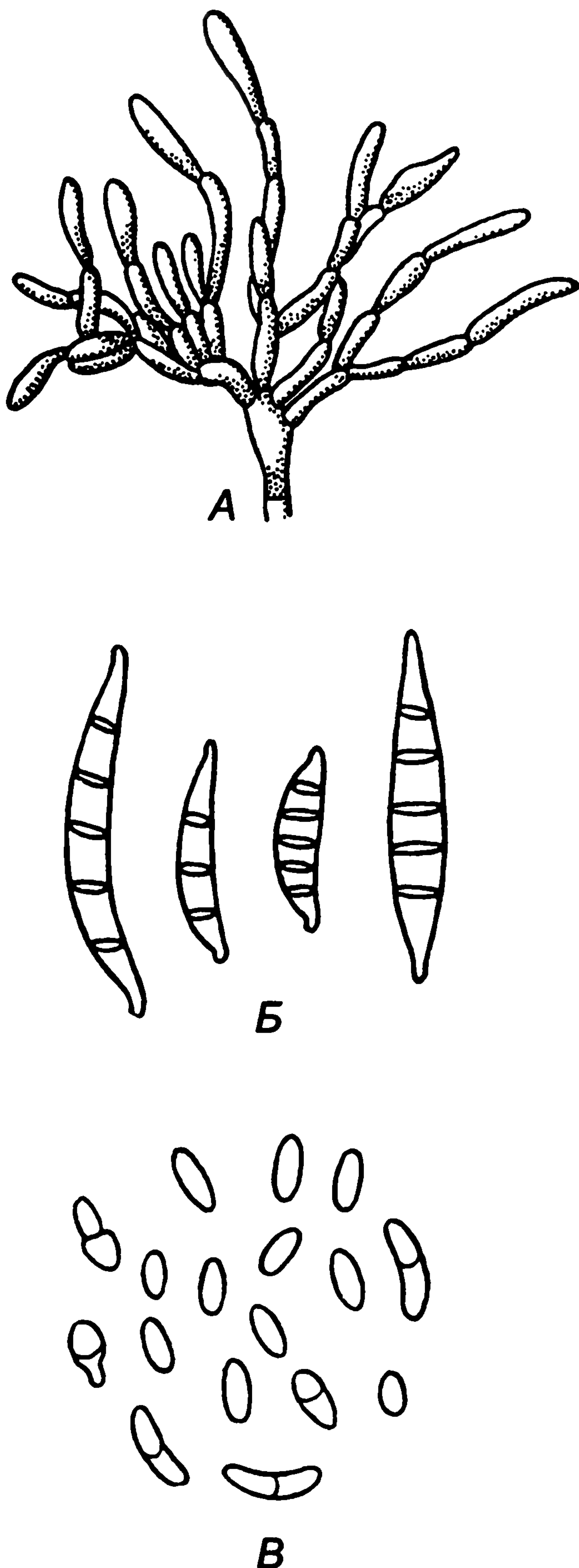



**Рис. 330.** *Fusarium.*
*А* — конидиеносец с конидиями; *Б* — макроконидии; *В* — микроконидии

и многие другие. Некоторые из этих грибов вызывают большие потери урожая.

Примером грибов этой группы могут служить виды рода *Fusarium.* У его представителей образуются два типа конидий — макроконидии и микроконидии. Макроконидии имеют веретеновидную или серповидную форму, состоят из нескольких клеток (4—10) и имеют довольно крупные размеры. Они образуются на конидиеносцах, часто собранных в спородохии. Микроконидии — мелкие одноклеточные конидии, реже они имеют одну-две поперечные перегородки (рис. 330).

Грибы этого рода широко распространены в природе как сапротрофы в почве и на растительных остатках, но большинство из них — паразиты растений, вызывающие увядание, корневые гнили и другие заболевания. Некоторые виды образуют микоризы. У немногих видов этого рода известны телеоморфы, относящиеся порядку гипокрейные (с. 370).

Один из наиболее важных видов — *F. oxysporum*, возбудитель вилта (увядания) многих культурных растений (хлопчатника, льна, овощных и декоративных культур). При поражении этим грибом у растений замедляется рост, они теряют тургор, желтеют, а затем полностью усыхают. Иногда растения гибнут в течение нескольких дней после заражения. Многие виды служат причиной корневых гнилей злаков и ряда других растений.

Большое значение имеет способность грибов рода *Fusarium* образовывать токсины. Развиваясь на зерне или других растительных продуктах, многие фузариумы выделяют токсические вещества, вызывающие пищевые отравления у людей и животных. Известно несколько токсинов различной химической структуры, например сесквитерпеновые токсины — трихотецены и др.

## Класс целомицеты (Coelomycetes)

Класс объединяет дейтеромицеты, образующие конидии в специальных споровместилищах — пикнидах (порядок сферопсидные — Sphaeropsidales) или на ложах (порядок меланкониевые — Melanconiales).

## ПОРЯДОК МЕЛАНКОНИЕВЫЕ (MELANCONIALES)

К порядку меланкониевые относятся дейтеромицеты, у которых конидиеносцы собраны на сплетении гиф мицелия, образуя плотный слой. Такой тип спороношения называется ложем (см. рис. 328, *Е*). Ложе обычно погружено в субстрат и сверху прикрыто эпидермисом, кутикулой или перидермой растения-хозяина.

Среди представителей этого порядка известны как сапротрофы на растительных остатках, так и паразиты растений. Паразиты вызывают у растений пятнистости и так называемый антракноз — пятнистость, сопровождающуюся изъязвлением тканей. Некоторые меланкониевые служат причиной опасных заболеваний культурных растений: например, виды рода *Gleosporium* — возбудители антракноза винограда, смородины и других растений, а виды рода *Colletotrichum* — антракноза цитрусовых и фасоли. У некоторых представителей этих родов известны телеоморфы.

## ПОРЯДОК СФЕРОПСИДНЫЕ (SPHAEROPSIDALES)

В порядок сферопсидные объединены дейтеромицеты, образующие конидии в пикнидах (см. рис. 328, *Ж*; 331, *А*). Пикниды имеют шаровидную или грушевидную форму, иногда приплюснуты и открываются отверстием на вершине. Конидии развиваются на конидиеносцах, расположенных в полости пикниды на внутренней поверхности ее стенки. Иногда хорошо выраженные конидиеносцы отсутствуют, а конидиогенные клетки формируют слой на внутренней поверхности полости пикниды. Конидии в пикнидах обычно погружены в слизь и выходят наружу при ее набухании.

Сферопсидные обитают как сапротрофы на растительных остатках, иногда встречаются в почве, могут вызывать повреждения различных материалов и промышленных изделий. Большое число видов этого порядка — паразиты. Многие из них развиваются на высших растениях, вызывая у них пятнистости, некрозы и другие поражения. Среди них известны также паразиты грибов и насекомых (например, *Coniothyrium*).

Представители обширного рода септория (*Septoria*) образуют в шаровидных или приплюснутых пикнидах веретеновидные или нитевидные конидии с поперечными перегородками (рис. 331). У некоторых видов известны телеоморфы. Все виды рода — паразиты растений, вызывающие у них пятнистости — септориозы. Известны возбудители септориозов злаков, томатов и многих других растений.

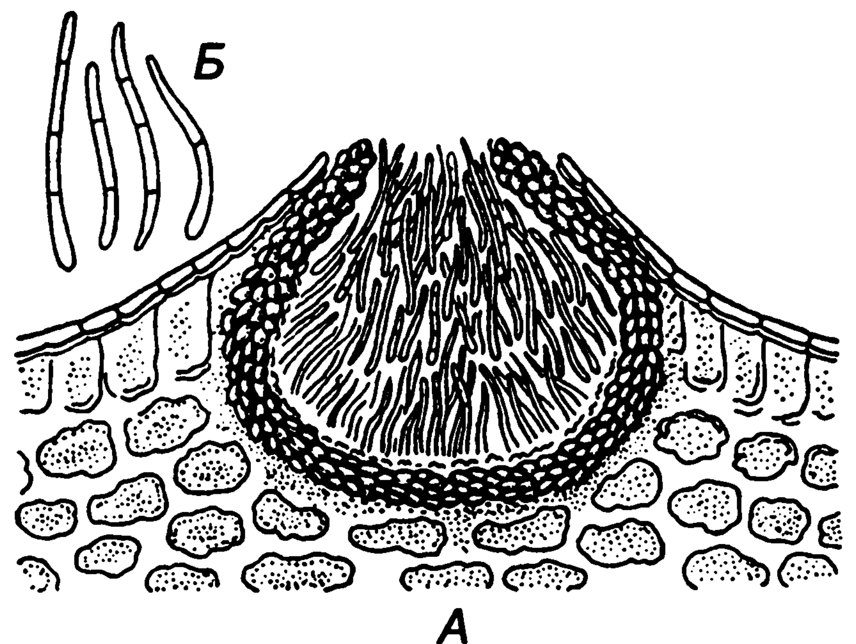



**Рис. 331.** *Septoria*.
*А* — пикнида; *Б* — конидии

Виды другого широко известного рода сферопсидных — *Ascochyta* — образуют прямые или слегка изогнутые конидии с одной перегородкой. Они паразитируют на растениях, у которых вызывают пятнистости различных органов, называемые аскохитозами. Широко распространены такие виды, как *A. pisi* — возбудитель аскохитоза гороха, *A. cucumeris* — возбудитель аскохитоза огурцов и др.

Опасное заболевание цитрусовых — усыхание, или мальсекко, вызываемое *Phoma tracheiphila*. Развиваясь в тканях растения, гриб синтезирует токсины, вызывающие их гибель. Пикниды гриба образуются на отмерших тканях дерева и содержат массу мелких одноклеточных конидий, выходящих из них в длинных слизистых шнурах.

Из сапротрофных сферопсидных можно назвать часто встречающийся на сухих стеблях травы и участвующий в их разложении вид из рода *Phoma* — *P. herbarum*. Он образует массу темных пикнид, содержащих одноклеточные эллипсоидные конидии. Конидиеносцы у этого гриба отсутствуют, и конидии развиваются из конидиогенных клеток, располагающихся слоем на внутренней поверхности стенки пикниды.

## ЛИШАЙНИКИ (ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ)

Лишайники — симбиотрофные организмы, состоящие из микобионтов (грибы) и фотобионтов: популяций водорослей (включая цианобактерии), расположенных экстрацеллюлярно между грибными гифами. В отличие от грибов, паразитирующих на водорослях, лихенизированные грибы (грибы, образующие лишайники) не уничтожают своих фотоавтотрофных партнеров, от которых получают необходимые для жизни органические соединения.

Вегетативное тело лишайников — слоевище, может быть белым, серым, сизым, зеленоватым, различных желтоватых, оранжевых и коричневатых оттенков, почти черным. Окраска обусловлена наличием различных пигментов. Лишайники нередко смешивают с мхами, но они отличаются от последних отсутствием дифференциации слоевища на органы и отсутствием типично зеленой окраски.

Двойственная природа лишайников была открыта в 60-х гг. XIX в. немецким ботаником С. Швенденером. Доказательством такой природы служат: 1) морфолого-анатомическое строение лишайников; 2) отсутствие генетических связей между фотобионтом и микобионтом; 3) возможность изолирования в чистую культуру микобионта и фотобионта; 4) возможность ресинтеза лишайника из спор микобионта и соответствующей культуры фотобионта на синтетических средах.

Ископаемые находки лишайников редки. Самая ранняя находка — остатки цианолишайника *Winfrenatia retuculata*, современника самых ранних арбускулярных микоризных грибов, — датируется ранним девоном.

# ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

## КОМПОНЕНТЫ ЛИШАЙНИКОВ

Известно 15—20 тыс. видов лишайников. Около 98% лихенизированных грибов относится к аскомицетам (из известных аскомицетных грибов лихенизировано 46%) и только 2% — к базидиомицетам. Около 85% лихенизированных аскомицетов образуют ассоциацию с одноклеточными или нитчатыми зелеными водорослями, приблизительно 10% — с синезелеными водорослями (цианобактериями), и 3—4% объединяются и с зелеными водорослями, и с цианобактериями (в цефалодиях). Из цианобактерий в лишайниках встречаются *Dichotrix, Chlorococcus, Hyella, Calothrix, Scytonema, Stigonema,* но наиболее часто *Nostoc* и *Gloeocapsa*, из зеленых водорослей — *Myrmecia, Coccomyxa, Chlorococcum, Gloeocystis, Trentepohlia, Stichococcus*, *Asterochloris.* У 50% лихенизированных аскомицетов встречаются представители рода *Trebouxia*, которых известно около 20 видов. Изредка в лишайниках встречаются желтозеленые (*Heterococcus*) и бурые (*Petroderma*) водоросли.

Некоторые фотобионты широко распространены и встречаются вне лишайников как компоненты аэрофильных водорослевых или цианобактериальных сообществ, но водоросли из класса Trebouxiophyceae, характерные для многих видов лишайников, вне лишайниковых слоевищ встречаются очень редко. Так же редко встречаются вне лишайников *Coccomyxa, Lobococcus* и ряд других родов водорослей.

Фотобионты определены до вида менее чем у 2% лишайников (около 100 видов фотобионтов). У многих лишайников неизвестен даже род водоросли. Это связано с тем, что определить вид водоросли можно, только выделив ее в культуру, так как в лихенизированном состоянии у фотобионтов наблюдаются изменения в росте клеток и отсутствует половая стадия.

Внутри слоевищ лишайников у фотобионтов полностью или в значительной степени отсутствуют запасные вещества — крахмал, липиды, зерна цианофицина, гликогена и некоторые другие. Многие нитчатые водоросли распадаются на отдельные клетки. Половой процесс у водорослей подавлен, и внутри лишайникового таллома они размножаются апланоспорами.

В лихенизированном состоянии у водорослей рода *Trebouxia* в субапикальных частях слоевищ лишайников наблюдается задержка клеточного цикла, за счет чего увеличиваются размеры материнских водорослевых клеток, образующих автоспоры, и таким образом поддерживается определенный размер водорослевых клеток внутри слоевища. В старых, нерастущих частях слоевищ микобионт тормозит рост водорослевых клеток.

В отличие от многих родов фотобионтов, встречающихся вне лишайникового слоевища, микобионты в свободном состоянии в природе не найдены. Строение гиф микобионтов несколько отличается от строения гиф нелихенизированных грибов. Гифы микобионтов имеют утолщенные клеточные стенки, более широкие поперечные перегородки. В местах утолщения поперечных перегородок гифы расширены, что способствует увеличению диаметра перфораций в перегородках

и соответственно утолщению плазматического тяжа, обеспечивающего обмен веществами между соседними клетками.

Во внешних слоях оболочки гиф слизистых лишайников содержится большое количество пектина, поэтому при увлажнении такие оболочки сильно разбухают и ослизняются.

У лишайников, развивающихся на карбонатных породах, в гифах нижней части слоевища, контактирующей с субстратом, образуются крупные вздутые, мешковидной или шаровидной формы клетки с большим количеством жира. В слоевищах лишайников, которые растут на гранитах или на древесном субстрате, жировые клетки образуются очень редко.

По периферии внутри клеток большинства исследованных микобионтов встречаются концентрические белковые тельца неизвестного происхождения и функции. Однако эти тельца не найдены у водных лишайников. Долгое время считалось, что концентрические тельца встречаются только у лихенизированных грибов, но они обнаружены также у некоторых групп сапротрофных нелихенизированных грибов.

Коэволюция с фотобионтами способствовала развитию у микобионтов специальных типов гиф, отсутствующих у других групп грибов: ищущих, охватывающих и двигающих. Ищущие гифы представляют собой боковые ответвления обычных гиф и имеют вид длинных тонких нитей с перегородками лишь у самого основания. Они служат для поиска фотобионтов. Эти гифы особенно хорошо заметны после прорастания споры. После того как ищущие гифы обнаружат водоросль, у них образуются тонкие боковые ответвления, с помощью которых они захватывают и оплетают клетки или нити водоросли. Эти повторно ветвящиеся гифы называются охватывающими. Если водоросль подходит для образования нового слоевища, то охватывающие гифы делятся поперечными перегородками на короткие, обычно слегка вздутые клетки и вступают в контакт с будущим фотобионтом.

Двигающие гифы образуются в зоне развития фотобионта и служат для перемещения его клеток в растущий край слоевища, туда, где фотобионт отсутствует. Двигающие гифы окружают клетку фотобионта. Постепенно они увеличиваются в размерах и образуют пучок, обращенный к периферии слоевища. От сдавливания гифами фотобионт приобретает элипсоидную или грушевидную форму. Пучок двигающих гиф растет в направлении края слоевища и давит на окружающие гифы, в результате чего впереди пучка гифы расходятся и между ними образуется маленькая клиновидная полость, в которую и проталкивается клетка фотобионта. Так постепенно двигающие гифы переносят клетки фотобионта в растущий край слоевища.

## МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЛОЕВИЩ АСКОМИЦЕТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Внешне лишайниковые слоевища кардинально отличаются от образующих бионтов. Поскольку бóльшая часть слоевища большинства видов аскомицетных лишайников образована грибом, то такие лишайники можно рассматривать как

симбиотический фенотип грибов. Слоевище лишайника фактически представляет собой специализированные камеры для клеток фотобионтов, которые обычно обладают слабой конкурентной способностью в отношении лихенизированных грибов.

Морфологически наиболее простым симбиотическим фенотипом является ***лепрозное слоевище***. Оно встречается у некоторых порошкоплодных лишайников из подпорядка Lecanorineae порядка Lecanorales (например, у видов рода *Chaenotheca*) и представителей порядка Arthoniales (виды рода *Chrysothrix*), у стерильных лишайников неопределенной таксономической принадлежности (виды рода *Lepraria*). Внешне лепрозное слоевище выглядит как белый, палевый или сернисто-желтый налет пудры на скалах или коре деревьев. В лепрозном слоевище гифы микобионта хаотически переплетены и оплетают группы одноклеточных зеленых водорослей. Многие виды лепрозных лишайников почти не намокают, поскольку поверхности клеточных стенок гиф гидрофобны и способны отталкивать воду. Слоевища лепрозных лишайников получают необходимую для жизнедеятельности влагу из воздуха. Они часто развиваются в сухих, но затененных местах, нередко под нависшими скалами.

Примитивные слоевища встречаются также у некоторых лишайников, фотобионтом которых являются нитчатые зеленые водоросли из семейства Trentepohliaceae (виды родов *Trentepohlia* или *Physolinum*) или нитчатые цианобактериальные колонии *Scytonema*. Такие слоевища имеют микронитчатое строение, так как микобионт повторяет форму роста фотобионта.

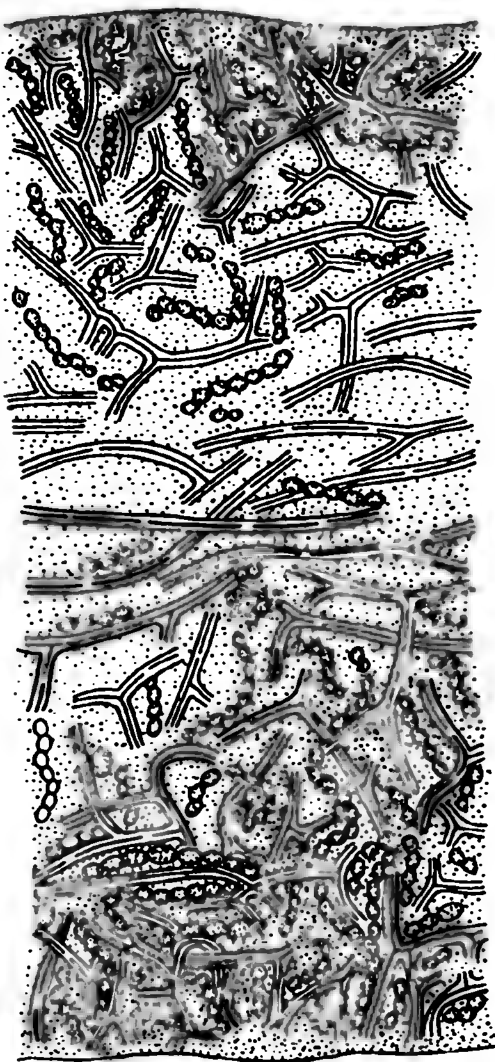
***Накипное слоевище*** (рис. 332) встречается во всех порядках. Исключение составляют виды из подпорядка Peltigerineae. Оно развивается на поверхности или внутри субстрата, и тогда его можно заметить только по плодовым телам, выступающим наружу. На поверхности субстрата слоевище выглядит как тонкая или толстая, гладкая или бородавчатая корочка. Корочка бывает сплошной или поделенной трещинками на маленькие площадочки — ареолы. Ареолированные слоевища развиваются только на каменистом субстрате. Иногда по краям накипного слоевища развиваются маленькие лопастинки. У некоторых накипных лишайников по краю слоевища имеется нелихенизированная зона — подслоевище, в котором отсутствуют клетки фотобионта. Подслоевище нередко окрашено иначе, чем слоевище, и тогда оно выглядит как кайма вокруг слоевища, обычно черного или белого цвета. Накипное слоевище настолько прочно срастается с субстратом, что отделить его от субстрата, не повредив, практически невозможно.

Строение накипного слоевища может быть гомеомерным (однородным, не разделенным на слои) или гетеромерным (слоистым): с развитым коровым слоем, обособленной зоной фотобионта и сердцевиной, которая контактирует с субстратом.

Особое положение занимают ***слизистые лишайники***, фотобионтом которых являются цианобактерии: виды рода *Nostoc* у представителей порядка Lecanorales (250 видов из 8 родов) и виды родов *Calothrix, Dichothrix, Stigonema* у представителей порядка Lichinales (260 видов из 37 родов). Для слизистых лишайников характерно гомеомерное слоевище.



Рис. 332. *Graphis scripta*. Накипное слоевище с гистеротециями



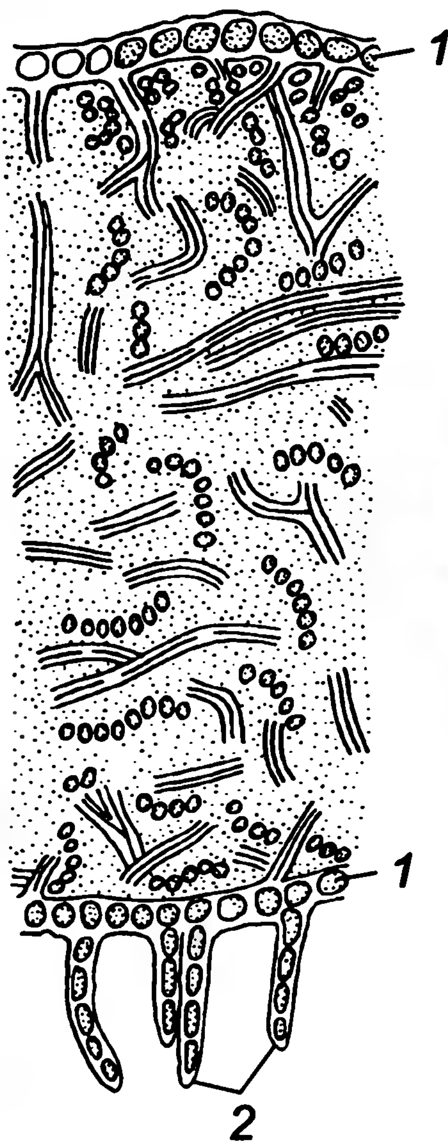



Рис. 333. Анатомическое строение гомеомерного слоевища.

*А — Collema flaccidum*; *Б — Leptogium saturninum*: *1* — коровый слой, *2* — ризоиды



Рис. 334. *Hypogymnia physodes*. Листоватое слоевище

***Гомеомерное слоевище*** (рис. 333) характеризуется отсутствием обособленной зоны фотобионта и воздушной полости внутри слоевища. Гифы микобионта в таком слоевище растут внутри желатинового чехла цианобактериальной колонии, контактируя с клетками фотобионта, но, как правило, не проникают в их муреновые мешочки. Желатиновые чехлы способны абсорбировать большое количество воды, и при полном насыщении водой слоевище лишайника становится желеподобным, слизистым на ощупь. В слизистых лишайниках фотобионт играет значительную роль: он влияет на морфологию, водный обмен, определяет окраску слоевища. Коровый слой у большинства слизистых лишайников отсутствует; он развивается лишь у представителей некоторых родов (например, *Leptogium*). У видов сем. Collemataceae слоевище лопастное (чешуйчатое или листоватое), у видов сем. Lichinaceae — ветвящееся.

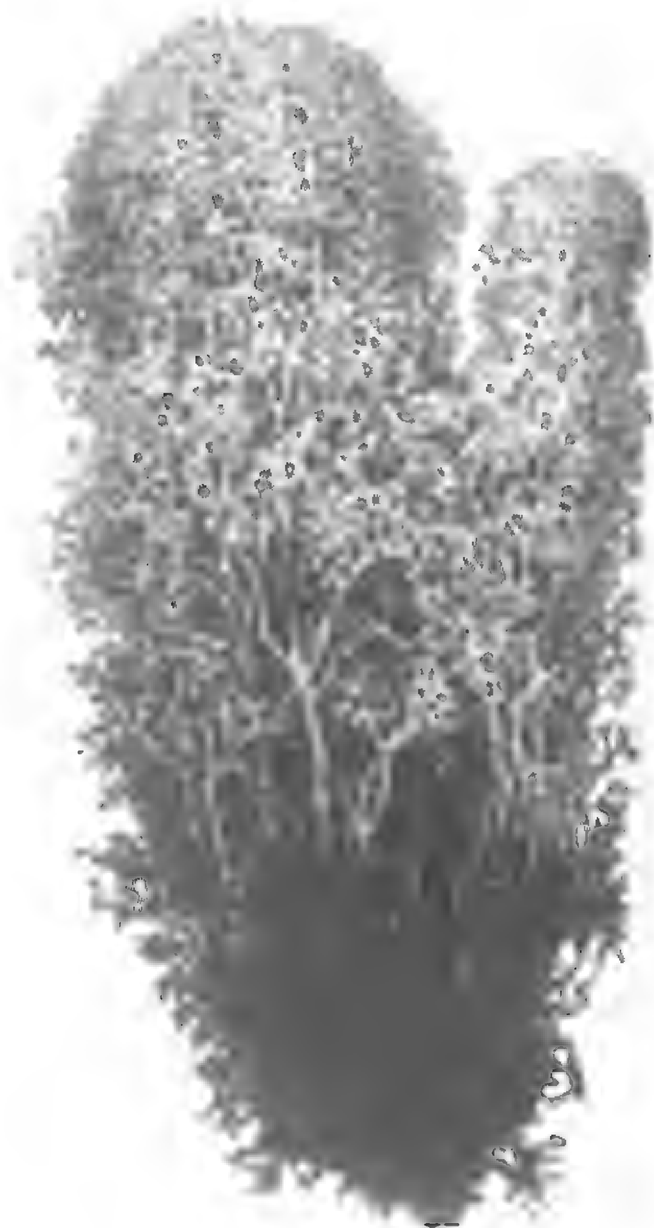


Рис. 335. *Cladonia stellaris*. Кустистое слоевище

Большинство листоватых (рис. 334) и кустистых (рис. 335) лишайников имеют ***гетеромерное***, т.е. состоящее из нескольких слоев, ***слоевище*** (рис. 336).

Слоевище ***листоватых лишайников*** обычно распростерто по субстрату и имеет вид чешуек, розеток или довольно крупных, обычно разрезанных на лопасти пластинок. Слоевище ***кустистых лишайников*** имеет форму ветвящихся лент или разветвленных стволиков, срастающихся с субстратом только своим основанием. У кустистых лишайников слоевище растет вертикально вверх или вбок от субстрата или свисает вниз в виде более или менее длинных прядей.

У морфологически продвинутых таксонов есть коровый слой, который развивается с обеих сторон или только с одной стороны слоевища. Нередко верхний и нижний коровые слои у листоватых лишайников отличаются по цвету, размерам и анатомическому строению.

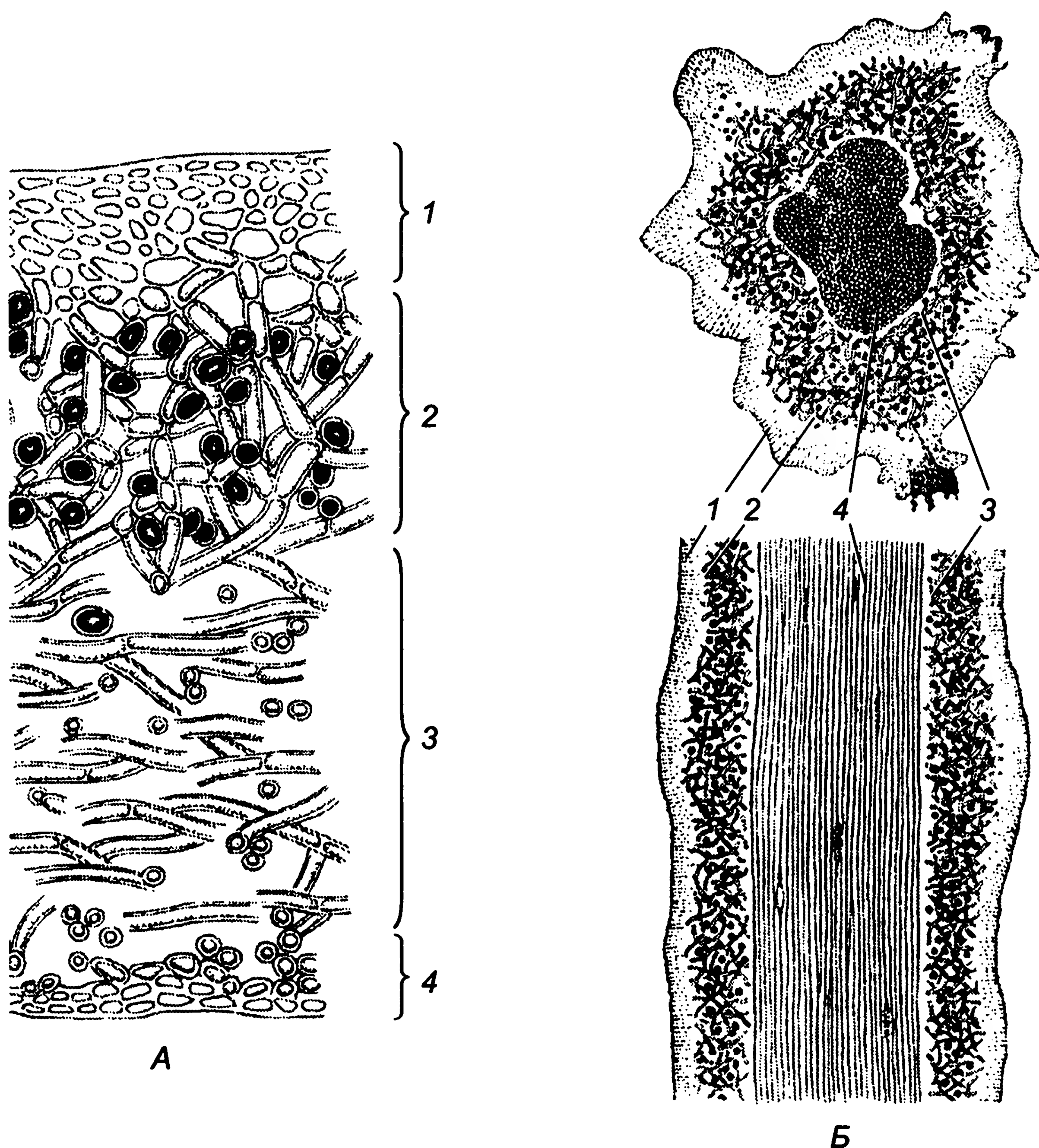



**Рис. 336.** Анатомическое строение гетеромерного слоевища.

*А* — листоватый лишайник: *1* — верхний коровый слой, *2* — зона водорослей, *3* — сердцевина, *4* — нижний коровый слой; *Б* — кустистое слоевище *Usnea*: *1* — коровый слой, *2* — зона водорослей, *3* — периферическая часть сердцевины, *4* — осевой тяж (центральная часть сердцевины)

***Коровый слой*** (***псевдопаренхима***) образован параллельно или перпендикулярно (такой слой называется ***палисадным***) расположенными по отношению к поверхности слоевища, плотно прилегающими друг к другу гифами микобионта. Эти гифы имеют гидрофильные клеточные оболочки и обычно выделяют большое количество глюканов типа лихенина или пустулина, которые склеивают гифы, так что они оказываются в желатиновом матриксе.

Одиночные коровые клетки могут вытягиваться в нити, образуя на поверхности слоевища войлок. Нередко коровый слой сверху бывает покрыт тонкой полисахаридной пленкой, называемой эпикортексом. Эпикортекс защищает нижележащие слои от потери воды. Иногда на поверхности корового слоя встречается эпинекральный налет. Он образуется в результате отмирания клеток корового слоя, реже — клеток водорослей или состоит из кристаллов оксалата кальция. У некоторых лишайников эпинекральный налет образован отмершими клетками корового слоя и кристаллами оксалата кальция. Он способствует рассеиванию света, а оксалат кальция в засушливых местообитаниях может быть также источником воды для лишайников.

Толстый коровый слой, который развивается у многих видов лишайников, особенно в аридных областях или в условиях высокой освещенности, препятствует газовому обмену. Поэтому в коровом слое таких лишайников имеются аэрационные поры: цифеллы или псевдоцифеллы. ***Цифеллы*** образуются в результате расхождения гиф корового слоя, а ***псевдоцифеллы*** (рис. 337) — при разрыве гиф. Гифы, окаймляющие цифеллы или псевдоцифеллы, имеют гидрофобную поверхность, поэтому в отличие от гиф корового слоя они не смачиваются водой, что способствует газообмену в насыщенном водой слоевище.

Коровый слой играет ключевую роль в водо- и газообменах и световой абсорбции. Поступление света к фотобионтам обусловлено гидратацией корового слоя. Свет частично задерживается корой. В этом процессе нередко участвуют и вторичные метаболиты («лишайниковые кислоты»), выделяемые микобионтом. Многие из них ярко окрашены и образуют кристаллы на поверхности корового слоя или в его желатиновом матриксе. Некоторые из них способны поглощать, преобразовывать или отражать свет, другие обладают антибиотической активностью и защищают лишайники от поедания животными. Коровый слой придает лишайникам также эластичность и механическую прочность, что препятствует разрыву слоевища.

***Сердцевинный слой*** (***плектенхима***) образован слабо переплетенными гифами микобионта, которые покрыты слоем гидрофобного белка гидрофобина. Пространство между гифами заполнено воздухом. У многих лишайников в сердцевинном слое откладывается большое количество кристаллов вторичных метаболитов («лишайниковых кислот»). В отличие от вторичных метаболитов нелихенизированных грибов, у лишайников это в основном полифенольные соединения, почти не растворимые в воде. Откладываясь на поверхности или внутри гидрофобного белкового чехла, они повышают гидрофобность гиф сердцевинного слоя.

Некоторые кустистые лишайники (виды рода *Cladonia*) имеют в сердцевине полость; у других, например у видов рода *Usnea*, в центре слоевища проходит сердцевинный тяж. Он образован параллельно идущими, плотно прижатыми друг

к другу гифами микобионта (рис. 336, *Б*). Длина слоевищ некоторых видов рода *Usnea* достигает десятков сантиметров, и сердцевинный тяж наряду с коровым слоем повышает прочность, препятствуя разрыву слоевища.

***Зона фотобионта*** расположена у периферии сердцевинного слоя, ближе к верхней поверхности. Клетки фотобионта не имеют непосредственного доступа к воде и растворенным питательным веществам. Трехмерная дифференциация слоевища позволяет фотобионту располагаться в пространстве в некотором отрыве от субстрата, в оптимальных условиях освещенности и в оптимальном положении для осуществления газового обмена. Этому способствует и возможность перемещения клеток фотобионта в оптимальное для их жизнедеятельности положение внутри слоевища, осуществляемое гифами микобионта.

Некоторые лишайники помимо первичного фотобионта — зеленой водоросли, фиксирующей углерод, — имеют также вторичный фотобионт — цианобактерию, которая фиксирует также азот. Вторичный фотобионт располагается в специальных вместилищах, получивших название ***цефалодии***. У большинства видов лишайников цефалодии внешние (рис. 338). Они представляют собой галлоподобные образования на верхней поверхности слоевища. Внутренние цефалодии расположены в сердцевинном слое; они характерны для небольшого числа видов (*Nephroma arcticum, Solorina crocea* и т.п.). Обычно в цефалодиях встречается только один вид цианобактерии. При этом для некоторых видов характерна удивительно высокая специализация. Например, у *Peltigera aphthosa* в цефалодиях развивается только *Nostoc punctiformis*. Но имеются лишайники, например виды рода *Stereocaulon*, у которых в цефалодиях несколько видов цианобактерий, относящихся к разным таксонам.

Процесс образования цефалодий изучен у ограниченного числа видов лишайников. Волосовидные грибные выросты корового слоя верхней или нижней поверхности или гифы нижней поверхности, при отсутствии нижнего корового слоя, при контакте с подходящей цианобактерией изменяют направление роста, выделяют слизистое вещество и обволакивают цианобактериальную колонию, формируя вокруг нее коровый слой. При образовании внешних цефалодий коровый слой слоевища в местах контакта с цефалодиями постепенно разрушается, и цефалодии оказываются непосредственно над слоем водорослей (первичного фотобионта), выступая на поверхности слоевища в виде крупинок или бородавочек. При образовании внутренних цефалодиев гифы нижнего корового слоя расходятся, и колонии цианобактерий проталкиваются внутрь слоевища, где располагаются под слоем водорослей.

Микобионт стимулирует у цианобактерий, заключенных в цефалодии, образование большого числа гетероцист, в которых фиксируется азот, и таким образом получает дополнительное азотное питание.

Лишайники прикрепляются к субстрату гифами сердцевинного слоя, ризоидами, ризинами или гомфом. Накипные лишайники не образуют специализированные органы прикрепления. Они плотно прирастают к субстрату всей своей нижней поверхностью. Листоватые чаще прикрепляются с помощью ризоидов, ризин, реже гомфом (род *Umbilicaria*), а кустистые — с помощью псевдогомфа или ризоидами. Органы прикрепления образованы микобионтом. Очень редко

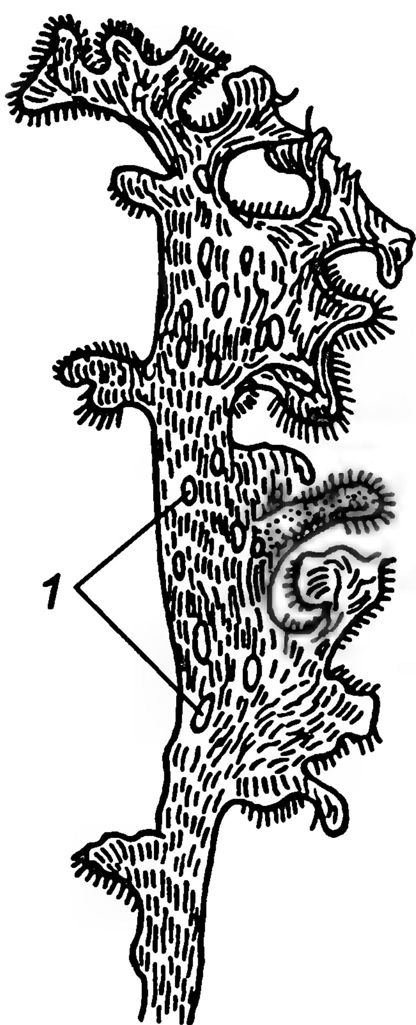



**Рис. 337.** Слоевище *Cetraria islandica* (*1* — псевдоцифеллы)



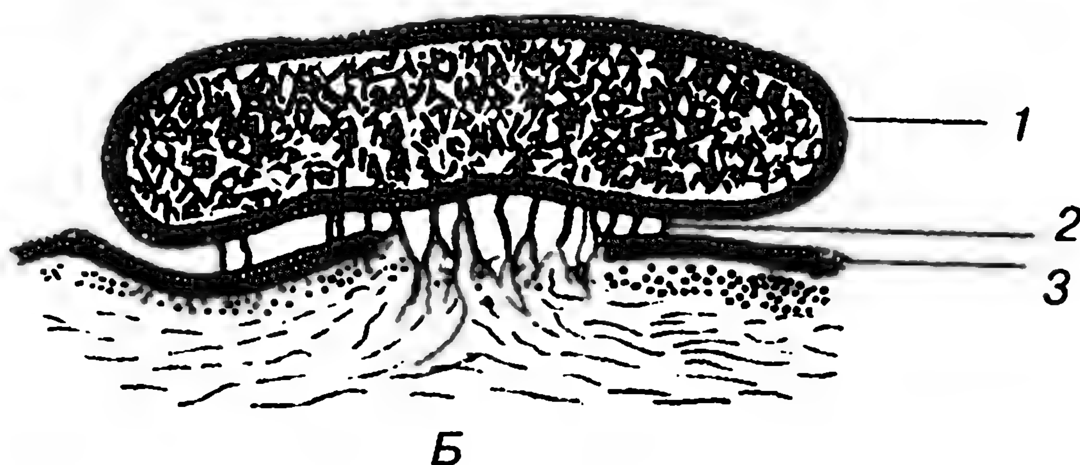




**Рис. 338.** *Peltigera aphthosa.*

*А* — внешний вид слоевища: *1* — цефалодии; *Б* — анатомическое строение слоевища с цефалодием: *1* — коровый слой вокруг цефалодия, *2* — грибные тяжи, соединяющие цефалодий со слоевищем, *3* — коровый слой слоевища

у листоватых слоевищ органы прикрепления отсутствуют, и тогда они прикрепляются к субстрату отдельными малюсенькими выростами корового слоя (род *Hypogymnia*).

***Ризоиды*** представляют собой тонкие нити, состоящие из одного ряда клеток. Они образуются из клеток гиф корового слоя. В образовании ***ризин*** принимают участие гифы нижнего корового слоя и сердцевины. Такой прикрепительный тяж снаружи покрыт гифами корового слоя, а внутри него располагаются гифы сердцевины. Гифы ризин плотно прилегают друг к другу и нередко склеены между собой желатинообразным веществом. Вблизи субстрата у самого кончика ризины гифы расходятся в стороны, образуя кисточку или формируя прикрепительную пластинку. На конце некоторых ризин выделяется желатинообразная капля, способствующая приклеиванию кончика ризины к субстрату. Образование ризин обычно начинается после соприкосновения слоевища с субстратом.

Ризины могут быть простыми, или в виде косиц, лохматых пучков, или фибриллезными, т.е. внешне походить на маленькие ершики. Хорошо развитые, густые ризины способствуют капиллярному поднятию воды от субстрата к слое-

вищу, что важно для лишайника, поскольку у него нет специальных структур для проведения и удержания воды внутри слоевища.

***Гомф*** также образован гифами нижнего корового слоя и сердцевины, но внешне похож на толстую короткую ножку. В месте прикрепления гифы гомфа образуют зубцы, с помощью которых плотно прикрепляются к субстрату. В отличие от гомфа ***псевдогомф*** образован только гифами сердцевины.

## ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МИКОБИОНТА С ФОТОБИОНТОМ

Лишайники — комплексная система взаимодействия симбионтных партнеров, которая развилась в процессе коэволюции, однако регуляторные механизмы симбиоза до сих пор неясны. Близкий контакт между обоими бионтами в лишайниковом симбиозе следует за попыткой гриба паразитировать на хозяине — фотобионте. У микобионтов имеются гифы, которые формируют апрессории и гаустории, проникающие в клеточную стенку, но не проникающие обычно в плазмолему фотобионта. За исключением очень небольшого числа плохо сбалансированных лишайников, микобионты большинства лишайников переваривают только мертвые клетки водорослей.

Выделяемые микобионтом секреты представляют собой гидрофобный матрикс, располагающийся на поверхности гиф. В результате этого гриб и водоросль образуют структурное и функциональное единство. При этом фотобионт получает от микобионта только воду и питательные соли, а микобионт получает от водорослей продукты фотосинтеза, а от цианобактерий еще и азотистые соединения.

Тип взаимодействия определяется таксономической принадлежностью мико- и фотобионта, тонкой структурой и составом клеточной стенки фотобионта, а также уровнем морфологической дифференциации слоевища. Морфогенетическое влияние фотобионта на симбиотические взаимоотношения велико, об этом свидетельствует тот факт, что у некоторых видов подпорядка Peltigerineae микобионт образует морфологически различные слоевища — кустистые или листоватые, в зависимости от того, зеленая водоросль или цианобактерия являются первичным фотобионтом. Такие морфы называют фотосимбиодесмами.

В местах контакта лихенизированных аскомицетов с цианобактериями гифы микобионта образуют выросты, проникающие в желатиновые чехлы цианобактериальной колонии, но которые не проникают в их муреновые мешочки.

У накипных и листоватых лишайников, фотобионтами которых являются зеленые водоросли *Coccomyxa* или *Elliptochlorus,* обычно наблюдается взаимодействие по типу «стенка к стенке» (рис. 339, *А*). В наружном слое клеточных стенок этих водорослей содержится спорополенин — энзиматически неразрушаемое вещество, подобие биополимера.

В слоевищах накипных лишайников, фотобионтами которых являются зеленые водоросли (например, из родов *Trentepohlia, Trebouxia*), имеющие целлюлозные клеточные стенки, микобионты образуют внутриклеточные гаустории пальцеобразной формы (рис. 339, *Б*).

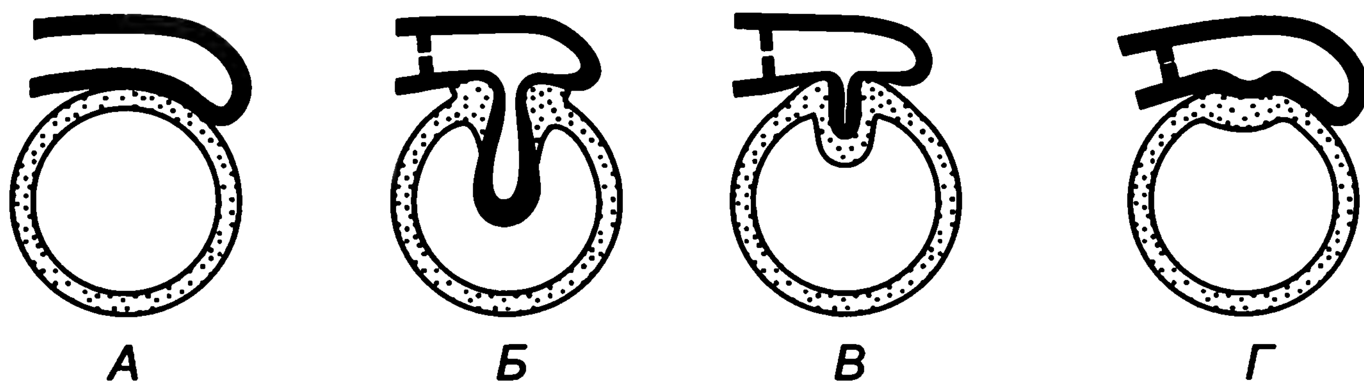



**Рис. 339.** Типы взаимодействия микобионта с фотобионтом.

*А* — взаимодействие «стенка к стенке»; *Б* — внутриклеточная гаустория, *В* — внутристенная гаустория 1-го типа; *Г* — внутристенная гаустория 2-го типа

Однако у многих лишайников контакт микобионта с водорослями осуществляется с помощью внутримембранных гаусторий, не проникающих внутрь клетки. Различают 2 типа такого контакта. Для первого типа характерны короткие палочковидные гаустории, проникающие внутрь клеточной стенки *Trebouxia*. В месте проникновения гаустории стенка фотобионта утолщается (рис. 339, *В*). Такой тип контакта встречается у представителей порядка Lecanorales, имеющих накипное или чешуйчатое слоевище, например у видов семейства Cladoniaceae.

Второй тип контакта обнаружен у лишайников с листоватыми и кустистыми слоевищами, фотобионтом которых является *Trebouxia*. Микобионт образует едва различимые внутристенные гаустории, не деформирующие клеточные стенки фотобионта (рис. 339, *Г*). Этот тип контакта характерен для представителей подпорядков Teloschistineae и Lecanorineae (особенно для видов сем. Parmeliaceae).

### РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

У лишайников существует три типа размножения: *вегетативное*, *бесполое* и *половое*. Размножается либо только микобионт, либо лишайник.

- Наиболее часто наблюдается ***вегетативное размножение***, основанное на способности слоевища лишайника регенерировать из отдельных участков. Оно осуществляется путем фрагментации (отделение участков) слоевища или с помощью специальных образований — *соредий* или *изидий*.

***Фрагментация*** происходит механически. Хрупкие в сухую погоду лишайники легко ломаются от прикосновения проходящих животных или людей, которые и переносят фрагменты слоевищ на различные расстояния. Обломки слоевищ, попав в соответствующие условия, развиваются в новые слоевища, однако фрагментация возможна только при механическом повреждении или разрушении слоевища. Обломки обычно остаются и развиваются в новое слоевище недалеко от материнского организма, что мало способствует расселению лишайников.

В процессе длительной эволюции лишайники выработали для размножения специальные приспособления, в которых присутствуют гифы микобионта и клетки фотобионта, но которые нередко значительно легче фрагментов слоевищ и поэтому могут расселяться на большие расстояния, — это соредии и изидии. Благодаря им микобионту не нужно затрачивать усилия на поиск подходящего фотобионта.

***Соредии*** состоят из одной или нескольких клеток фотобионта, окруженных сплетением тонких, состоящих из коротких клеток, гиф микобионта. Скопления соредий в виде порошистой или гранулированной массы называются сора-

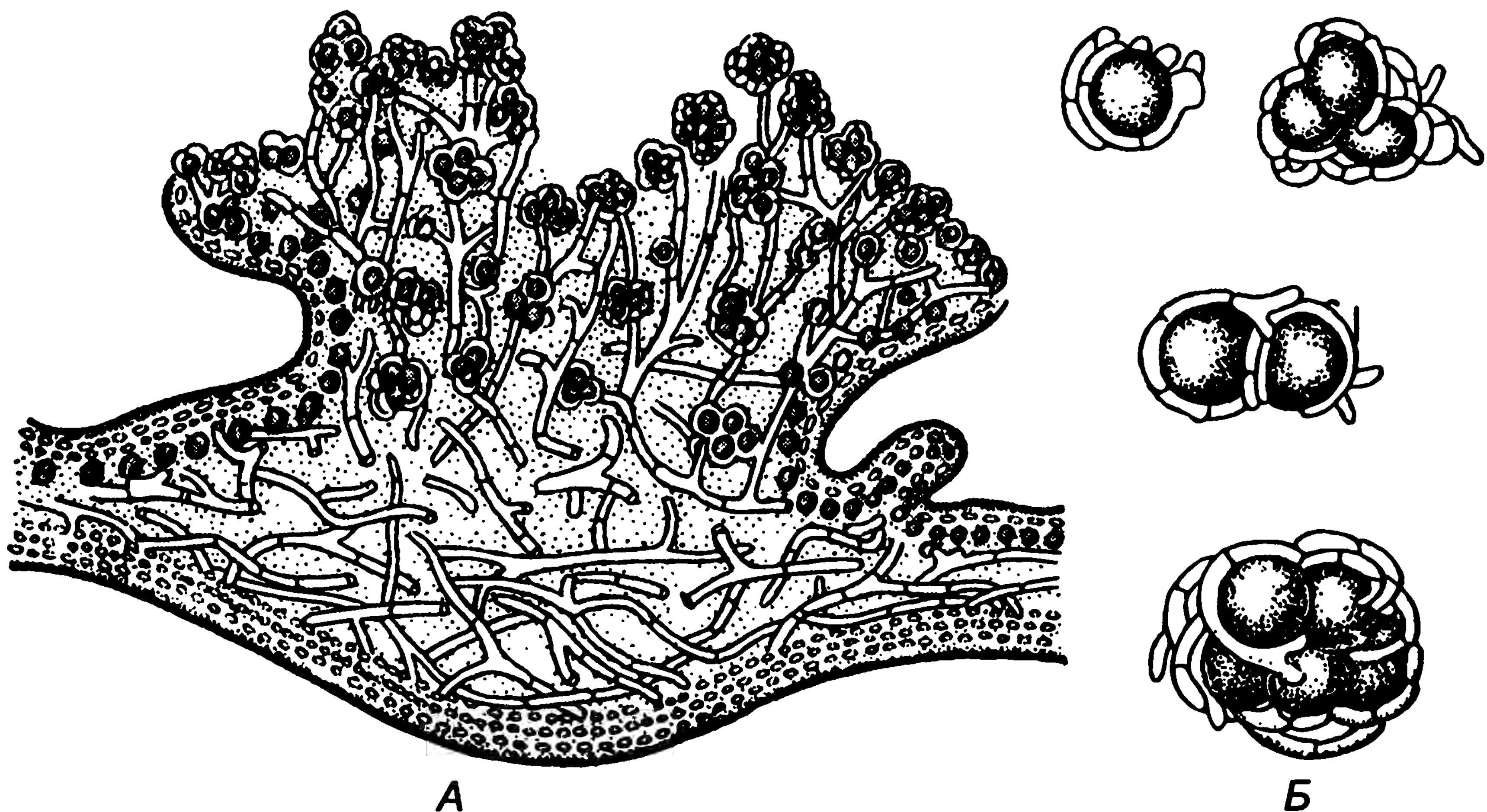



**Рис. 340.** Строение соралей.
*А* — сораль; *Б* — отдельные соредии

лями (рис. 340). Их форма и расположение на слоевище постоянна для вида. Они могут быть точковидными, головчатыми, щелевидными, манжетовидными, губовидными, шлемовидными; краевыми или поверхностными. Соредии образуются в зоне фотобионта. В некоторых местах фотобионты начинают усиленно делиться. Гифы микобионта, соприкасающиеся с делящимися клетками, начинают расти, вклиниваются между дочерними клетками фотобионта, разветвляются, разъединяют их и обвивают каждую клетку. Разрастаясь, гифы микобионта, как оберткой, покрывают клетки фотобионта. Постепенно образуются слои из таких клеток. Они давят на коровый слой, который от сильного давления разрывается, и соредии выходят на поверхность.

У некоторых лишайников, например у *Lobaria pulmonaria* или некоторых накипных лишайников, началу процесса деления водорослей предшествует усиленное разрастание гиф микобионта. И только после того, как образуется рыхлая масса гиф, начинается процесс деления клеток фотобионта.

Накипные лишайники значительно реже, чем листоватые и кустистые, образуют соредии. У слизистых лишайников соредии не образуются.

На образование соредий влияют экологические факторы — освещение, влажность и даже ориентация поверхности субстрата. На горизонтальных субстратах соредии образуются реже, чем на вертикальных.

***Изидии*** представляют собой маленькие выросты на верхней поверхности слоевища (рис. 341). Они повторяют строение таллома лишайника, т.е. если лишайник покрыт верхним коровым слоем, то изидии также будут с коровым слоем, а если у лишайника, как, например, у *Collema*, коровый слой отсутствует, то его у изидий тоже не будет. Форма изидий различна: шаровидная, палочковидная, шпателевидная, коралловидная. Цвет изидий обычно такой же, как у слоевища, или чуть темнее. Строение изидий, их форма и местоположение являются значительными таксономическими характеристиками на видовом уровне.

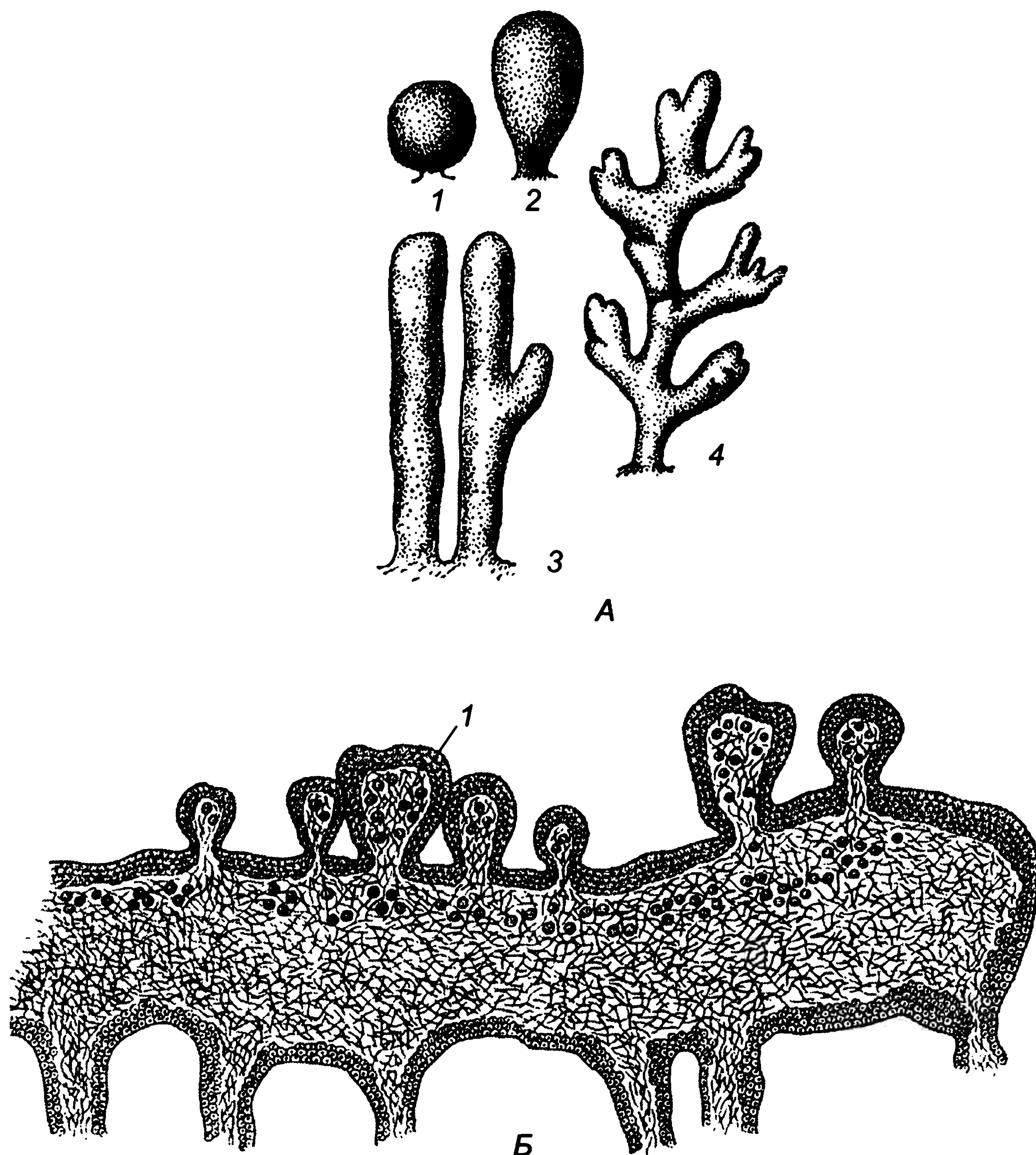



**Рис. 341.** Изидии.

*А* — форма изидий: *1* — шаровидная, *2* — булавовидная, *3* — цилиндрическая, *4* — коралловидная; *Б* — поперечный разрез через слоевище с изидиями: *1* — изидия

У лишайников с коровым слоем изидии образуются путем разрастания и выпячивания гиф корового слоя. В дальнейшем сюда переходят клетки фотобионта. Расположение основных плектенхим внутри изидий соответствует такому же в слоевище.

Когда изидии отламываются и попадают на подходящий субстрат, из них развивается новое слоевище. Изидии не только участвуют в размножении лишайников, они увеличивают ассимиляционную поверхность слоевища. Кроме того, большое количество близко расположенных друг к другу изидий способствует задержке на поверхности слоевища влаги, которая так необходима для жизнедеятельности лишайников. У некоторых видов лишайников изидии развиваются только в очень засушливых местах, а в местах с высокой относительной влажностью воздуха изидии не образуются. На вершине изидий некоторых

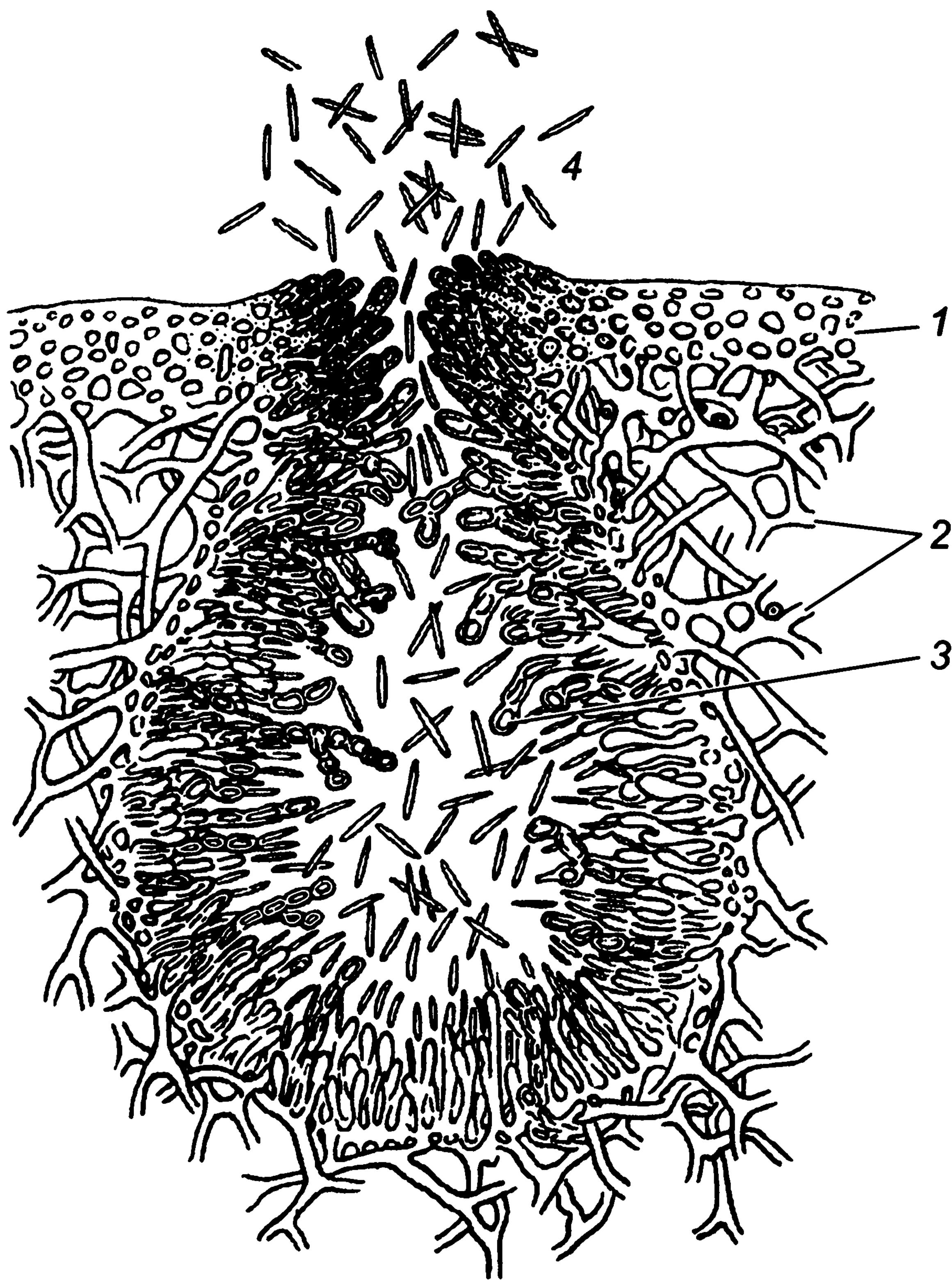



**Рис. 342.** Поперечный разрез через слоевище с пикнидией.

*1* — коровый слой слоевища; *2* — сердцевина; *3* — конидиеносец; *4* — конидии

видов лишайников развивается воздушная пора, и, таким образом, эти изидии участвуют также в аэрации внутренних слоев слоевища.

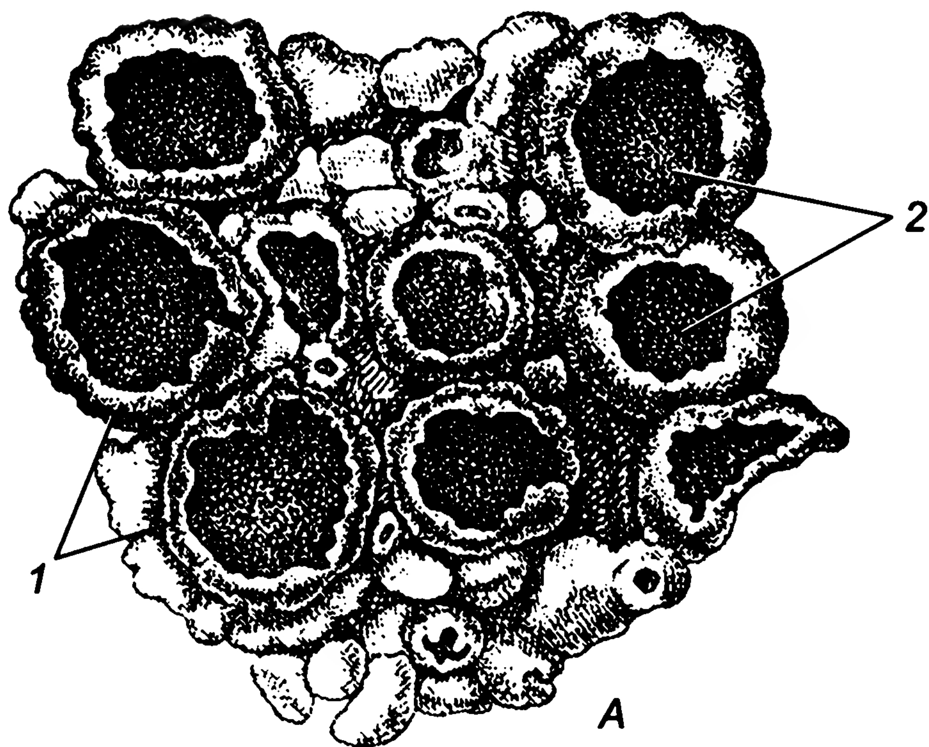
Виды, образующие соредии или изидии, реже образуют апотеции или перитеции.

■ Почти 60% известных лихенизированных грибов образуют ***конидиальные анаморфы***. Конидии обычно образуются в ***конидиомах***, которые могут быть шаровидной или грушевидной формы и имеют одиночную пору, открывающуюся на вершине. Эти структуры называют также ***пикнидиями*** (рис. 342). Конидии образуются конидиогенными клетками, которые могут быть простыми или ветвящимися и анастамозирующими. Конидии лишайников очень разнообразны по форме и величине. У некоторых видов лишайников одновременно развиваются разные типы конидий: микро-, мезо- и макроконидии. Конидии используют как диагностический критерий при разграничении видов и некоторых родов лишайников.

Роль конидий у лишайников до сих пор дискутируется. Имеются указания, что некоторые конидии могут функционировать как спермации. Другие исследователи считают их структурами бесполого размножения. Однако ни одна из этих точек зрения не имеет убедительных подтверждений.

■ ***Половое размножение*** у лишайников свойственно только микобионту. При половом размножении на слоевищах лишайников в результате полового процесса образуются плодовые тела, дающие споры много лет.

Плодовые тела лихенизированных аскомицетов принципиально не отличаются от нелихенизированных грибов. У лишайников встречаются апотеции, перитеции, псевдотеции и гистеротеции (исключение — клейстотеции, которые у лишайников не найдены). Развиваются плодовые тела у лишайников так же, как и у нелихенизированных грибов, по ***аскогимениальному*** или ***асколокулярному*** типу. Большинство лихенизированных грибов относится к аскогимениальным грибам.




Б

**Рис. 343.** Внешний вид апотециев и гистеротециев.

*А* — апотеции: *1* — край апотеция, *2* — диск апотеция; *Б* — гистеротеции

При асколокулярном типе развития сумки появляются в полостях на ранних этапах формирования стромы, которая в дальнейшем будет образовывать гомокариотичную часть зрелого плодового тела. При аскогимениальном типе плодовое тело образуется после возникновения дикариотичной фазы.

Развитие плодового тела асколокулярных лишайников начинается с возникновения особой ткани, состоящей из тесного сплетения гиф, — стромы. В строме закладывается ***архикарп*** (женский половой орган), а затем появляются особые камеры — ***локулы***, в которых формируются сумки со спорами. Большая часть грибной части между локулами отмирает, и от нее остаются лишь отдельные вертикально расположенные гифы, сросшиеся своими верхушками, — ***парафизоиды***.

У аскогимениальных лишайников архикарп закладывается в верхней части сердцевинного слоя непосредственно среди вегетативных гиф. В плодовых телах формируется настоящий ***гимениальный слой***, образованный вертикально стоящими сумками со спорами и развивающимися между ними грибными гифами — парафизами. ***Парафизы*** — это тонкие, простые или ветвящиеся, нитевидные гифы, толщиной не более 1,5—2 мкм, верхушки которых не срастаются.

Большинство лишайников образуют плодовые тела открытого типа — ***апотеции*** (рис. 343, *А*). Это округлые дисковидные образования, внешне похожие на маленькие блюдца. Если несколько апотециев развивается рядом, то они нередко становятся угловатыми. ***Гистеротеции*** — это удлиненные, вытянутые в виде линий апотеции (рис. 343, *Б*). Апотеции располагаются обычно на поверхности слоевища, но у некоторых лишайников они могут быть погруженными.

В апотециях различают центральную часть — диск и периферическую — округлый, выпуклый валик, окружающий диск. ***Гаматеций*** развивается на поверхности диска. В нем выделяют три слоя: эпигимений (или эпитеций), гимений и гипотеций. ***Эпитеций*** образован выступающими над сумками, нередко булавовидно утолщенными, окрашенными и плотно прилегающими друг к другу концами парафиз. Этот слой защищает сумки со спорами. От окраски эпитеция зависит цвет диска. Ниже расположен ***гимениальный слой***. В нем находятся сумки со спорами и парафизы. Под гимениальным слоем расположен слой из плотно

переплетенных гиф — гипотеций. ***Гипотеций*** образован основаниями парафиз и здесь же располагается аскогенный аппарат, из которого по мере созревания вырастают сумки. Гимениальный слой и гипотеций окружены, как оболочкой, слоем гиф — ***эксципулом***. Он может окружать их с боков и снизу, и тогда он напоминает чашу, или охватывать их только с боков в виде кольца. В эксципуле различают внутреннюю часть — ***паратеций*** и внешнюю боковую часть — ***амфитеций***.

Край апотеция окружает диск снизу и с боков. В зависимости от строения различают три типа апотециев: лецидеевые, леканоровые и биаторовые. Эти названия произошли от латинских названий родов лишайников: *Lecidea*, *Lecanora*, *Biatora*.

У ***лецидеевых апотециев*** эксципул хорошо развит (рис. 344, *А*). Диск апотеция и край очень твердые и имеют одинаковую, обычно темную окраску. Гифы, образующие эксципул, темноокрашены, плотно прилегают друг к другу, защищая апотеций с трех сторон. Верхний, кольцевой край эксципула называют собственным краем апотеция. В собственном крае и под апотецием фотобионт не встречается.

***Леканоровые апотеции*** встречаются только у лишайников и имеют более сложное строение (рис. 344, *Б*). У них развивается слоевищный край, в котором имеются клетки фотобионта. Происходит слоевищный край из кольцевого края амфитеция эксципула. В амфитеции леканоровых апотециев можно различить коровый слой (иногда он отсутствует) и зону водорослей, которые у гомеомерных лишайников распределены равномерно в толще амфитеция. У гетеромерных лишайников встречается также сердцевинный слой. Слоевищный край окрашен так же, как слоевище, а диск может быть окрашен иначе.

***Биаторовые апотеции*** по строению сходны с лецидеевыми (рис. 344, *В*). Отличаются от них более мягкой консистенцией и обычно светлоокрашенными гифами эксципула и светлой окраской диска.

На образование апотециев влияют различные факторы. Неблагоприятные условия, такие, как высота снежного покрова и, следовательно, уменьшение периода вегетации, сильные ветры, отрицательно влияют на образование апотециев. В теплых местообитаниях количество апотециев обычно больше, чем

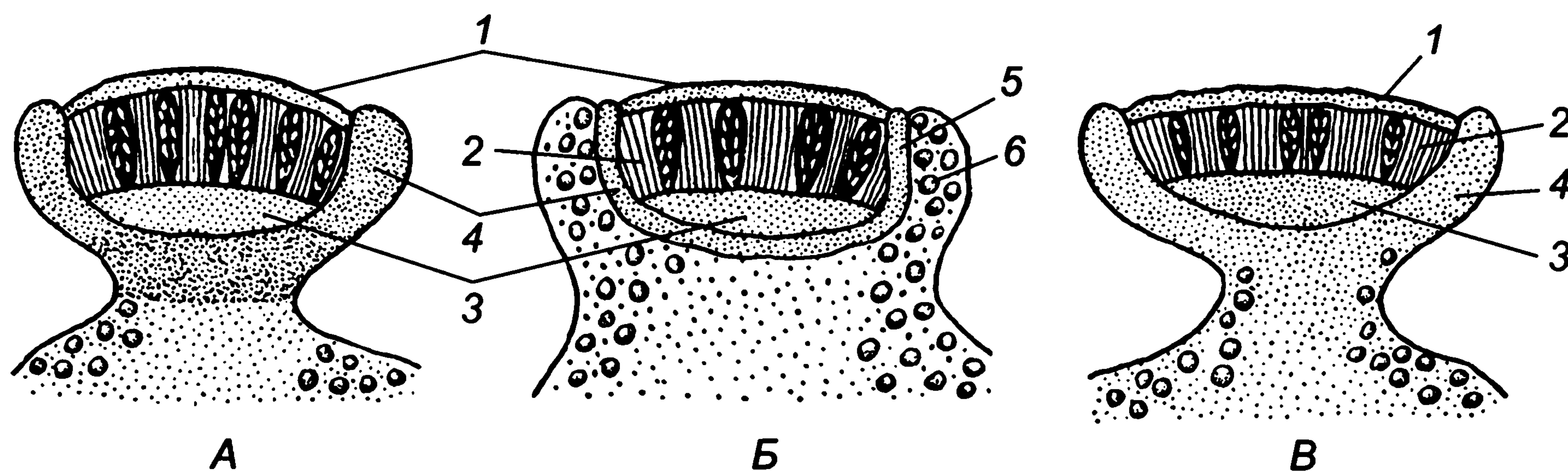



**Рис. 344.** Анатомическое строение апотециев разных типов.

*А* — лецидеевый; *Б* — леканоровый; *В* — биаторовый; *1* — эпитеций; *2* — гимениальный слой; *3* — гипотеций; *4* — эксципул; *5* — паратеций эксципула; *6* — амфитеций эксципула (слоевищный край)

в холодных. В полярных областях половой процесс у лишайников подавлен и репродуктивные структуры либо вообще не закладываются, либо встречаются крайне редко.

***Перитеции*** — плодовые тела закрытого типа, кувшинообразной или овальной формы, более или менее погруженые в слоевище лишайника (рис. 345). На вершине перитеция имеется отверстие — устьице, через которое выбрасываются зрелые споры. Стенки перитеция состоят из нескольких слоев. Типичный гимениальный слой располагается на внутренней, чашевидно вогнутой поверхности перитеция и заметен на ранних стадиях развития плодового тела. Он состоит из сумок со спорами и парафиз, которые у некоторых лишайников вообще не образуются или очень рано расплываются в слизь. Снаружи гимениальный слой окружает светло- или темноокрашенная оболочка — эксципул, состоящий в свою очередь из нескольких слоев гиф, разделенных на удлиненные клетки. Нередко сам эксципул снаружи бывает покрыт оболочкой — ***покрывальцем***. Обычно покрывальце темноокрашенное и в зависимости от вида лишайника может охватывать эксципул со всех сторон, покрывать его до половины, развиваться только около устьица или вообще отсутствовать. Около устьица нередко развиваются особые защитные нитевидные гифы — ***перифизы***.

У лишайников встречаются прототуникатные, унитуникатные, фисситуникатные, битуникатные и лекаaccountоровые сумки (рис. 346).

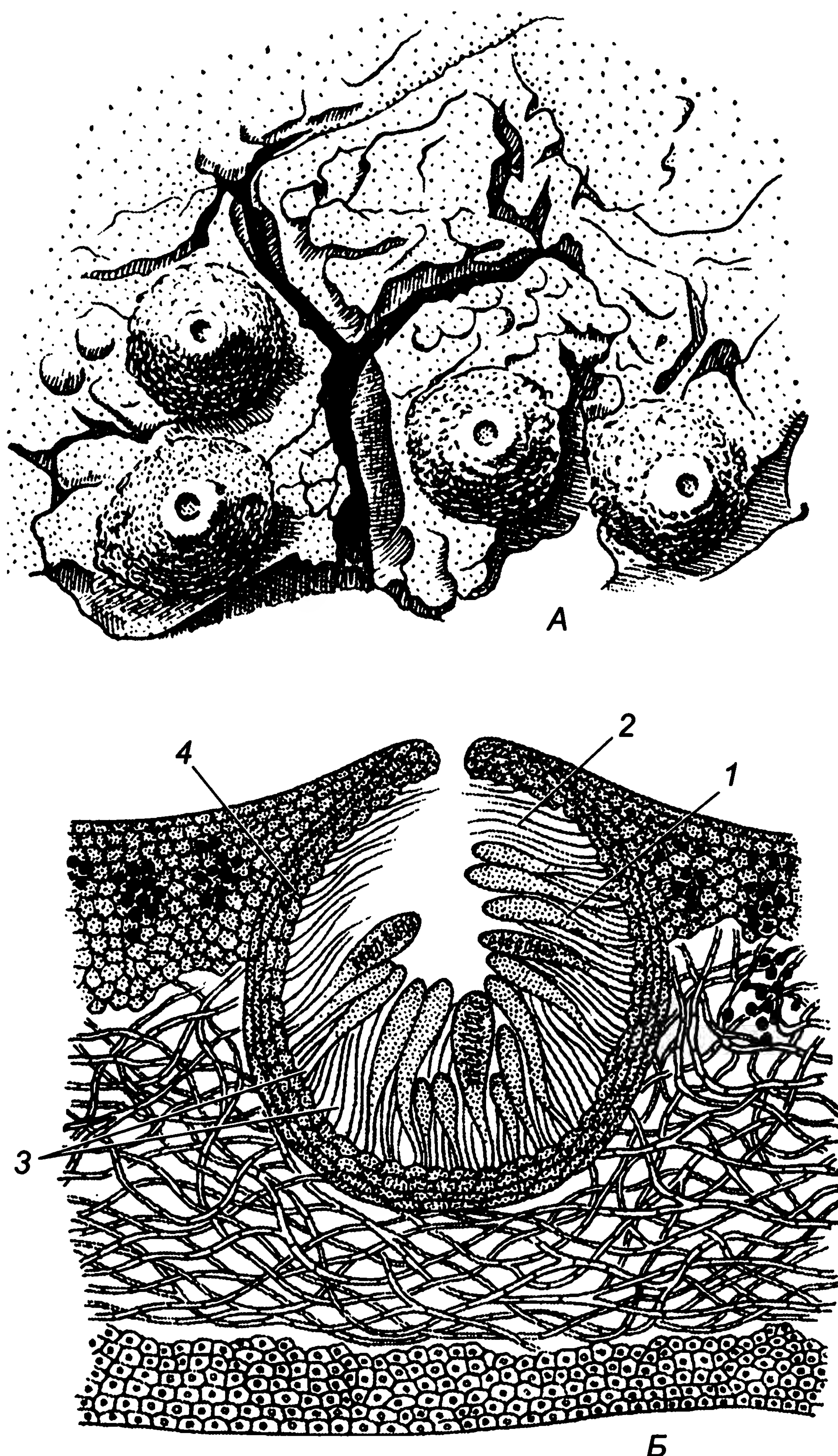



**Рис. 345.** Перитеции.

*А* — внешний вид; *Б* — анатомическое строение; *1* — гимениальный слой; *2* — перифизы; *3* — гипотеций; *4* — эксципул

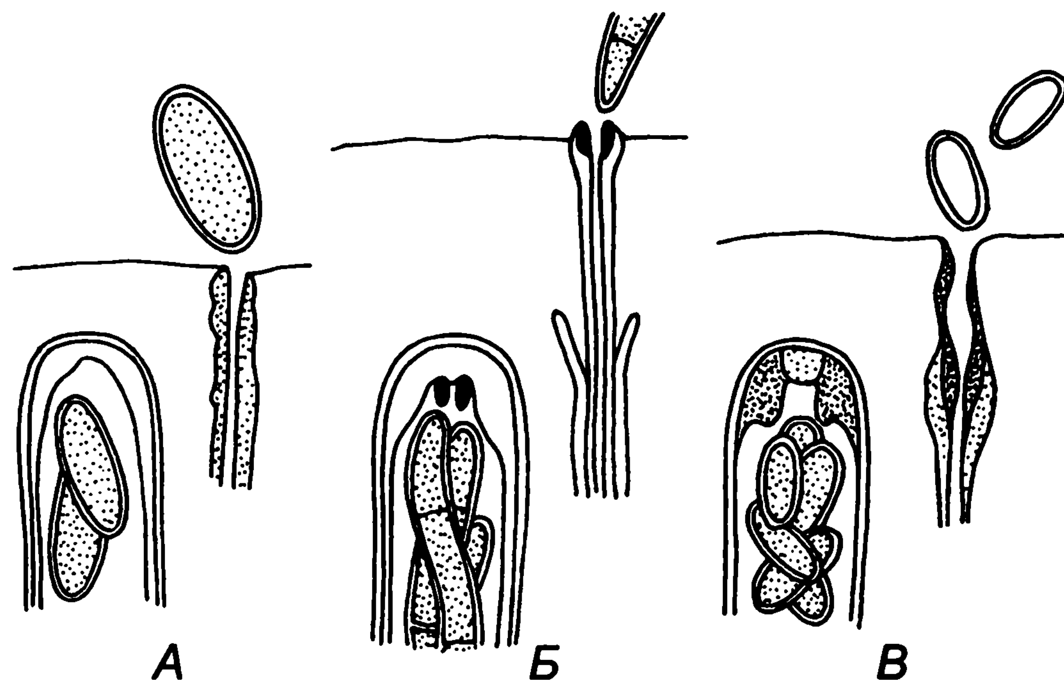



**Рис. 346.** Типы сумок и механизм освобождения спор.

*А* — унитуникатные сумки (*Pertusaria*), *Б* — битуникатные (*Arthonia*), *В* — леканоровые (*Lecanora*)

Они отличаются механизмом освобождения спор. В ***прототуникатных сумках*** специальный механизм освобождения спор отсутствует, и они просто освобождаются после разрушения стенки сумки. У лихенизированных грибов прототуникатные сумки вторичны. ***Унитуникатные сумки*** могут открываться с помощью крышечки и без крышечек, но у лишайников унитуникатные сумки с крышечками не встречаются. У многих лишайников унитуникатные сумки имеют 2 оболочки, которые не разъединяются при освобождении спор и функционируют как единая оболочка.

***Фисситуникатные сумки*** представляют собой разновидность битуникатных. При освобождении спор оболочки разъединяются. Внутренняя сумка (эндоаск) выпрыгивает из расколовшейся внешней оболочки, за что получила название «джек в ящике». Многие лихенизированные грибы, например роды *Arthonia, Verrucaria, Opegrapha* и др., имеют фисситуникатные сумки.

Наиболее распространен у лихенизированных аскомицетов леканоровый тип сумок (рис. 347). ***Леканоровые сумки*** представляют собой эволюционно древний тип сумок. Для них характерен комплекс верхушечного купола, который является утолщением внутренней оболочки сумки (эндоаска). Эта структура называется ***толусом***. Внутренняя структура толуса хорошо просматривается в поле светового и электронного микроскопов. Она может быть довольно простой, но чаще высокодифференцированна. Здесь имеются окулярная камера и осевой канал. Если окулярная камера вытянута далеко внутрь верхушечного купола, то она может быть закрыта пробкой, но тонкий осевой канал обычно проникает внутрь этой пробки. Самая верхняя часть пробки называется осевым телом. Разные структуры верхушечного купола могут быть амилоидными (и тогда они окрашиваются раствором Люголя в синий цвет) и неамилоидными (не окрашиваются). Эти реакции имеют важное значение в диагностике семейств и родов лишайников.

Размеры спор лишайников разных видов и родов сильно колеблются. Максимальные размеры спор известны у *Pertusaria velata* и *Varicellaria rhodocarpa*. У последнего вида размеры спор 350×115 мк. Однако самые длинные споры у *Bacidia marginalis* — до 510 мкм. Самые маленькие споры имеют сферическую форму и встречаются у видов родов *Biatorella* и *Acarospora*.

Форма спор и их строение также разнообразны (рис. 348). Они бывают округлыми, эллипсоидными, яйцевидными, игловидными, веретеновидными, прямыми и изогнутыми, одноклеточными, двух- и многоклеточными. Кроме

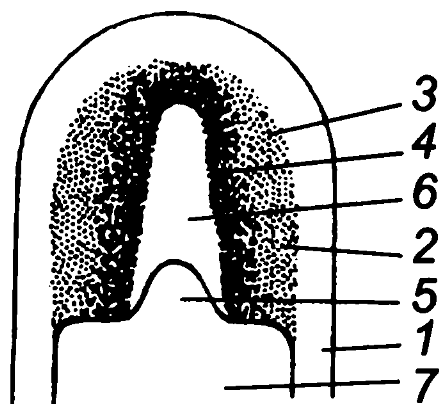



**Рис. 347.** Верхняя часть (апикальный аппарат) строения сумки леканорового типа.

*1* — стенка сумки; *2* — толус (верхушечный купол); *3* — амилоидная часть, дающая светло-голубое окрашивание с раствором Люголя; *4* — амилоидная часть, красящаяся в синий цвет; *5* — окулярная камера; *6* — осевой канал; *7* — цитоплазма сумки

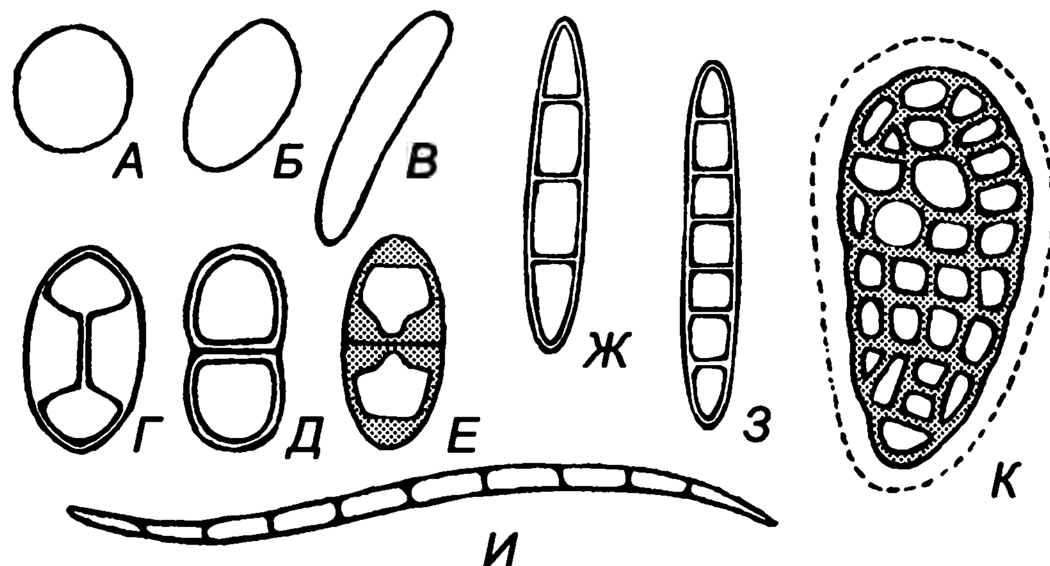



**Рис. 348.** Форма и строение аскоспор.

*А* — шаровидная аскоспора; *Б* — эллипсоидная; *В* — удлиненная; *Г* — биполярная; *Д* — 2-клеточная с равномерно утолщенной стенкой; *Е* — 2-клеточная с неравномерно утолщенной стенкой; *Ж, З* — многоклеточные с поперечными перегородками; *И* — игловидная многоклеточная; *К* — муральная

поперечных перегородок в многоклеточных спорах встречаются продольные перегородки. Такие споры у лишайников называют ***муральными***. Только у лишайников встречаются ***полярные споры*** (их чаще называют ***биполярными***). Эти споры имеют посередине толстую перегородку, внутри которой проходит тонкий канал. Лишайники с полярными спорами предпочитают в качестве субстрата морские скалы или известняки.

Распространяются лишайники с помощью ветра, капель дождя, струями воды, насекомыми. Тяжелые и большие пропагулы, какими являются, например, изидии или крупные споры, обычно прорастают недалеко от материнской особи. На небольшие расстояния их разносят дождевые капли или животные. Мелкие пропагулы (соредии, мелкие споры) распространяются на большие расстояния. Нередко их разносит ветер.

Попав в благоприятные условия, пропагула прежде всего «стремится» закрепиться на субстрате, и только после этого образуется новое слоевище. Рост соредии начинается с разрастания гиф микобионта, соприкасающихся с субстратом, чтобы закрепиться на нем. Соредии могут сливаться друг с другом. Внутри соредии или такой соредиозной массы происходит усиленное деление клеток фотобионта, рост гиф микобионта, и только после этого образуется новое слоевище.

Освободившиеся из сумок споры прорастают, образуя на поверхности субстрата тонкую сеточку из гиф. Гифы приклеиваются к субстрату желатинообразным веществом. Если гифы не встретят соответствующую данному микобионту водоросль, то они вскоре погибают. Однако некоторое время гифы могут существовать за счет любых водорослей, которые они встречают на своем пути, но образовать с ними новое слоевище лишайника не могут. При встрече с подходящим фотобионтом они оплетают его и заставляют усиленно делиться, образуя вместе с ним соредиоподобный налет на поверхности субстрата. Только после увеличения биомассы фотобионта до необходимого количества начинается процесс дифференциации слоевища.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЛИШАЙНИКОВ

По отношению к субстрату и факторам окружающей среды лишайники подразделяют на ряд экологических групп. Различают лишайники, растущие на почве, деревьях, камнях, мхах и других субстратах. Основное условие поселения лишайников — длительная неподвижность субстрата. Хотя некоторые лишайники могут расти на самых разнообразных субстратах, многие виды обладают избирательной способностью и поселяются на немногих или даже на одном типе субстрата. Нередко переход на другой субстрат вызван ухудшением условий существования вида, например макроклиматическими факторами, загрязнением воздуха и т.п. По отношению к субстрату выделяют эпигейные, эпилитные, эпифитные, эпиксильные, эпибриофитные и эпифильные лишайники.

***Эпигейные (напочвенные) лишайники*** обычно поселяются на бедных питательными веществами почвах (песчаных, торфянистых, щебнистых и т.п.), малопригодных для развития растений. В значительной степени видовой состав эпигейных лишайников обусловлен pH субстрата. Лишайниковые группировки торфянистых почв, имеющих кислую реакцию, отличаются от группировок лишайников, произрастающих на почвах, богатых известью. Среди эпигейных лишайников встречаются кочующие формы, у которых связь с почвой практически отсутствует и они переносятся ветром (например, *Xanthoparmelia camschadalis, Aspicilia esculenta* и др.), и постоянно прикрепленные формы. Огромные пространства тундр и лесотундр покрыты лишайниками, среди которых встречаются роды *Cladonia*, *Alectoria*, *Cetraria*, *Stereocaulon, Peltigera, Nephroma* и др. В сухих борах-беломошниках развит лишайниковый покров из кустистых лишайников рода *Cladonia*. Эпигейные лишайники часто растут вдоль дорог, на опушках, где слабо развит напочвенный растительный покров. В пустынях и полупустынях эпигейные лишайники часто представлены накипными формами, хорошо различимыми лишь во влажный период года. Здесь же встречаются кочующие лишайники.

***Эпилитные лишайники*** развиваются на каменистом субстрате. Среди них есть виды с лепрозными, накипными, листоватыми и кустистыми слоевищами. Накипные могут быть ***эндолитными*** — со слоевищем, целиком погруженным в субстрат (например, некоторые виды рода *Verrucaria*), и ***полуэндолитными***, у которых внутри субстрата находится только сердцевина и прикрепляющие слоевище гифы, а верхняя кора и зона фотобионта расположены снаружи. Из лишайников с накипными слоевищами на камнях произрастают виды родов *Lecanora, Lecidea*, *Aspicilia*, *Acarospora*, *Rhizocarpon* и др., с листоватыми — *Parmelia, Physcia*, *Umbilicaria* и др., с кустистыми — *Sphaerophorus*, *Stereocaulon* и др. Среди эпилитных лишайников имеются ***кальцефильные*** виды, поселяющиеся на известняках и других горных породах, содержащих известь (многие виды рода *Verrucaria*), и ***кальцефобные***, растущие на гранитах и других неизвестковых породах (например, виды рода *Umbilicaria*). Среди эпилитных лишайников много видов с узкой субстратной амплитудой, которые растут исключительно на камнях и не переходят на другие субстраты.

***Эпифитные лишайники***, растущие на стволах и ветвях деревьев и кустарников, включают накипные, кустистые и листоватые формы. Среди накипных имеются ***гипофлеоидные*** виды, слоевища которых растут под корой, а на поверхность выступают только плодовые тела, и ***эпифлеоидные***, слоевища которых произрастают на коре. Среди лишайников рода *Graphis* есть виды с гипофлеоидными и эпифлеоидными слоевищами. Эпифлеоидное слоевище характерно для *G. scripta*, развивающегося на гладкой коре многих древесных пород. К наиболее распространенным эпифитным кустистым и листоватым лишайникам относятся виды родов *Bryoria, Evernia, Usnea, Parmelia, Hypogymnia, Physcia*, *Xanthoria* и др. Физические и химические свойства субстрата сильно влияют на видовой состав и распределение эпифитных лишайников. Большое значение для лишайников имеет возраст дерева, структура коры, жесткость, ее расчленение, частота отслаивания, pH. Имеется некоторое тяготение разных видов лишайников к частям деревьев (основанию, средней и верхней частям стволов, ветвям), что обусловлено не только свойствами коры разных частей дерева, но и условиями освещенности и влажности. Во влажных условиях горных ущелий эпифитные лишайники затрудняют доступ воздуха к коре, способствуют накоплению влаги и являются приютом для насекомых и грибов, многие из которых разрушают древесину. Возможен переход эпифитных лишайников с коры на листья и хвою, что вызывает их пожелтение и отмирание (например, *Hypogymnia physodes* может развиваться на хвое елей).

К ***эпиксильным лишайникам***, развивающимся на обработанной, обнаженной или гниющей древесине, относятся многочисленные виды накипных, листоватых и кустистых лишайников. На древесину чаще переходят эпифитные и эпигейные виды, значительно реже, обычно в арктических широтах, эпилиты. Это одна из молодых субстратных групп. В ней мало видов, приуроченных только к этому субстрату.

***Эпибриофитные лишайники*** обитают на дерновинках мхов. В лесах северной и умеренной зон на замшелые субстраты (стволы поваленных деревьев, камни) нередко переходят напочвенные лишайники родов *Cladonia, Peltigera, Nephroma* и др. В тундре на мхах много накипных лишайников. Здесь обычна *Ochrolechia tartarea*, обрастающая беловатой корочкой мхи и другие растения. В субтропиках стволы деревьев нередко бывают покрыты мхами, поверх которых развиваются лишайники (*Physcia, Collema, Lobaria* и др.). Ввиду сходства экологических ниш мхи и лишайники в ряде растительных сообществ нередко выступают как потенциальные конкуренты, при этом на их взаимоотношения большое влияние оказывают микроклиматические факторы. Не исключено, что некоторые виды лишайников способны даже паразитировать на мхах.

***Эпифильные лишайники***, растущие на листьях и хвое вечнозеленых пород, немногочисленны и произрастают главным образом в тропиках и субтропиках. Вероятно, это одна из наиболее древних субстратных групп. Здесь в основном преобладают виды, не встречающиеся на других субстратах. Развиваются они на поверхности листьев, редко проникая в их ткани. Вопрос о паразитизме лишайников до сих пор не решен, хотя имеются наблюдения, что среди эпифильных

лишайников существуют переходные формы от чистого паразитизма к умеренному паразитизму. На Кавказе на листьях чая встречается *Fellhanera bouteillei*. Снижая фотосинтез, этот лишайник ослабляет чайный куст.

В зависимости от условий произрастания также выделяют различные группы лишайников. ***Амфибические*** (***водные***) ***лишайники*** растут в непосредственной близости от воды или в местах, часто заливаемых водой: в зоне брызг, приливов, прибоев, в горных ручьях и небольших речках, пересыхающих в летний период, — или погружены в воду, как это характерно для *Collema ramenskii*, обитающей в оз. Байкал. Одним из приспособлений к жизни в этих условиях является защита органов размножения микобионта; поэтому они закладываются глубоко в слоевище.

***Ксерофитные лишайники*** развиваются в открытых, сухих местообитаниях. Преобладают в степных и пустынных районах, а в северных областях нередко отдают предпочтение хорошо прогреваемым субстратам, например известнякам. Для защиты от инсоляции у этих лишайников нередко имеется эпинекральный слой, коровый слой утолщен, а плодовые тела глубоко погружены в слоевище.

***Ареалы***, т.е. области распространения, лишайников различны. Эти организмы встречаются во всех ботанико-географических зонах. На их распространение влияют влажность, температура, условия освещенности, наличие подходящего субстрата. Наибольшего развития они достигают в умеренных и холодных областях, в горах. Значительно меньше их в сухих местностях (например, в пустынях). Среди лишайников встречаются ***стенотопные*** виды, т.е. приспособленные к жизни в строго определенных условиях, например на определенной горной породе, и ***эвритопные*** виды, способные существовать в разнообразных условиях. Ареалы их обычно очень обширны. Например, *Rhizocarpon geographicum*, *Peltigera canina* и др. встречаются от Арктики до тропиков. Эвритопные виды нередко имеют широкую субстратную амплитуду. Например, *Xanthoria parietina* (стенная золотянка) отмечена на мхах, растительных остатках, коре деревьев, выходах горных пород, железе, костях, рогах, черепице, кусках свинца, стекле, картоне, шлаке, старых плодовых телах трутовых грибов, слоевищах разных лишайников и других субстратах.

## ЗНАЧЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

Как автогетеротрофные компоненты биогеоценозов лишайники одновременно аккумулируют солнечную энергию и разлагают органические и минеральные вещества. Первыми колонизируя субстраты, непригодные для поселения других растений (например, скалы, горные отвалы и др.), лишайники участвуют в «биологическом выветривании», подготавливая почву для других организмов. Гифы микобионта, проникая по микротрещинкам или спайкам в глубь породы, постепенно разрушают ее. В этом процессе велика роль «лишайниковых кислот», которые взаимодействуют с катионами горных пород, что приводит к изменению кристаллической решетки и, как следствие этого, изменению цвета и прочности породы.

Эпигейные лишайники селективно влияют на микроорганизмы, препятствуют микоризообразованию, тормозят прорастание семян и развитие проростков растений, прорастание спор и развитие протонемы мхов, обогащают почву органическими веществами, а виды с цианобактериями — также азотом.

Долговечность, нетребовательность и устойчивость к неблагоприятным условиям среды делают лишайники в некоторых биогеоценозах (например, тундровых) основными компонентами. Значение лишайников во флоре того или иного региона определяется лишайниковым коэффициентом (ЛК), отражающим отношение количества видов лишайников к числу видов высших растений. Чем выше этот коэффициент, тем большее значение имеют лишайники на определенной территории (например, ЛК Эстонии — 0,54; полуострова Таймыр — 4; Антарктиды — 117). Биомасса лишайников разных территорий неодинакова, наибольших величин она достигает в тундрах.

Распределение лишайников на территории зависит от многих причин, в том числе от степени загрязнения воздуха. Они могут служить индикаторами его чистоты. Особенно заметна разница в количестве и видовом составе лишайников при сравнении естественных и нарушенных фитоценозов. Имеются виды лишайников, устойчивые (полеотолерантные) и чувствительные к загрязнению. Выявлена корреляция между загрязнением воздуха отходами промышленных производств (серным диоксидом, окислами азота, соединениями фтора и т.п.) и видовым разнообразием лишайников: чем выше загрязнение атмосферы, тем меньше лишайников. При повышении загрязнения воздуха отмечается последовательное исчезновение лишайников: сначала вымирают кустистые, потом листоватые, затем накипные. Многие виды рода *Usnea* — хорошие индикаторы чистоты атмосферы, так как не выносят загрязнения. Устойчивы к загрязнению некоторые виды родов *Xanthoria*, *Physcia*, *Lecanora* и др.

Лишайники тундр служат основным кормом северных оленей, и миграция этих животных по тундре объясняется поисками лучших пастбищ. Кроме оленей кустистые виды рода *Cladonia* — «оленьего мха» (ягеля) могут потреблять и другие, в том числе домашние, животные — свиньи, овцы, коровы. Некоторые улитки и другие беспозвоночные животные также питаются лишайниками, но большинство беспозвоночных используют лишайники лишь как убежище.

Значение лишайников в рационе человека невелико, хотя известно, что в Японии готовят различные блюда из *Umbilicaria esculenta*; в Египте при выпечке хлеба для его ароматизации добавляли *Pseudevernia furfuracea*; индейцы Северной Америки использовали для приготовления пищи некоторые виды рода *Bryoria*; в северных районах России во время голода в муку при выпечке хлеба добавляли *Cetraria islandica*. В качестве источника витамина С известна *Flavocetraria cucullata*. Во время Великой Отечественной войны в СССР был разработан способ промышленного получения глюкозы из слоевищ лишайников.

Некоторые виды лишайников (*Roccella fucoides*, *Ochrolechia tartarea*) ранее применялись для получения красок и лакмуса. Вещества, экстрагируемые из видов родов *Evernia*, *Ramalina*, *Parmelia*, раньше использовались в парфюмерной промышленности.

Многие лишайники продуцируют антибиотические вещества. К их числу относится усниновая кислота. На основе этой кислоты в середине XX в. в России был создан промышленный препарат «бинан» (натриевая соль усниновой кислоты), применявшийся в 60—80-х гг. в медицине. Некоторые виды лишайников издавна используются в народной медицине.

При определении возраста горных пород, а также в археологии используют лихенометрический метод, основанный на знании ежегодного прироста лишайников, растущих на определенном субстрате и в определенной климатической области.

Среди лишайников почти нет ядовитых видов, хотя известны ядовитые свойства *Letharia vulpina* и некоторых других лишайников, содержащих вульпиновую кислоту, которая вызывает раздражение дыхательного, вазомоторного и рвотного центров центральной нервной системы млекопитающих, сопровождающееся затруднением дыхания, судорогами, повышением кровяного давления.

## СИСТЕМАТИКА ЛИШАЙНИКОВ

Классификация лишайников базируется на характере и онтогенезе плодоношения микобионта, строении сумок и спор, характере пикнидиального спороношения, морфологии слоевищ, систематической принадлежности фотобионта, наличии различных вторичных метаболитов лишайников («лишайниковых кислот»). Онтогенез плодового тела используется при разграничении таксонов высокого ранга: от семейства и выше, размеры и форма конидий — для разграничения родов и видов; химические данные — при разграничении видов и разновидностей, а на родовом уровне — как дополнительный критерий. Единой системы лишайников нет, объемы порядков и семейств в разных системах различаются. Однако в настоящее время все исследователи размещают лишайники среди грибов. Лишайники относятся к отделам Ascomycota и Basidiomycota. Характеристики этих отделов приведены в соответствующем микологическом разделе учебника.

# ОТДЕЛ ASCOMYCOTA. ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ АСКОМИЦЕТЫ

## *ПОДОТДЕЛ PEZIZOMYCOTINA*

## Класс Arthoniomycetes

### ПОРЯДОК ARTHONIALES

Плодовые тела — гистеротеции или апотеции, лецидеевые или леканоровые — развиваются по аскогимениальному, гемиангиокарпному или гимнокарпному типу. Эксципул кольцеобразный или отсутствует. Гимений с парафизоидами, слабоамилоидный или неамилоидный. Сумки битуникатные и фисситуникатные,

амилоидные или неамилоидные. Цвет гипотеция от темно-коричневого до угольно-черного. Споры бесцветные или коричневые, от поперечно-многоклеточных до муральных. Пикнидии с конидиеносцами 1—4-го типов. Конидии гантелевидные, нитчатые или яйцевидные. Слоевище накипное, пластинчатое, листоватое или кустистое. Фотобионты — нитчатые зеленые водоросли (часто встречается *Trentepohlia*) или отсутствуют. Химические соединения — алифатические кислоты, хромоны, дибензофураны, нафтопраны, депсиды орцинола и β-орцинола, депсидоны β-орцинола, хиноны, терпены, ксантоны. Бо́льшая часть таксонов лихенизирована. Порядок включает 4 или 5 семейств, много монотипных родов.

Большинство представителей этого порядка встречаются в тропических и субтропических областях, нередко также в умеренной зоне. Они предпочитают кору деревьев, реже растут на скалах, мхах, гнилой древесине. Особенности географического распространения, наличие большого числа монотипных родов, примитивность строения в ряде родов плодовых тел микобионтов — всё это свидетельствует о древности порядка.

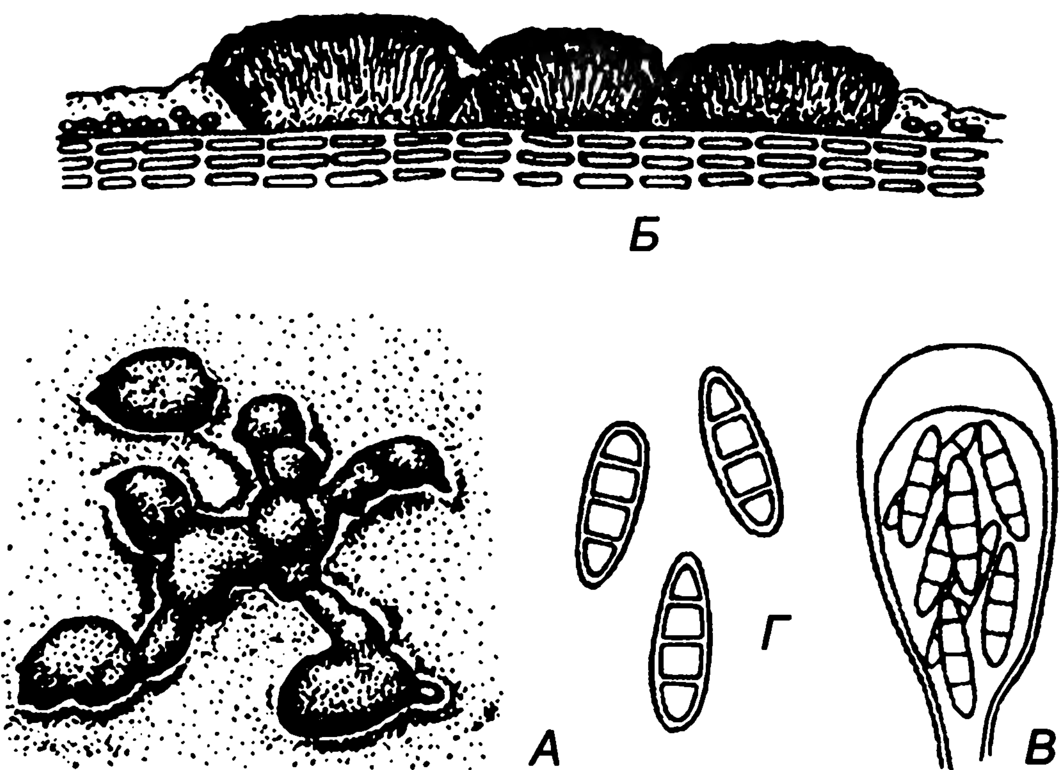



**Рис. 349.** *Arthonia radiata.*

*А* — внешний вид апотеция; *Б* — поперечный разрез через группу апотециев; *В* — сумка со спорами; *Г* — споры

Род *Arthonia* (рис. 349) — один из наиболее крупных в порядке, насчитывает около 500 видов. Для них характерно накипное слоевище, у некоторых представителей оно гипофлеоидное. Многие виды развиваются на гладкой коре лиственных пород деревьев.

У высокоорганизованных форм, например у видов рода *Roccella*, слоевище кустистое, с палисадным коровым слоем. Эти виды встречаются по всему земному шару, но больше всего видов в Южной Америке. Растут обычно на скалах морских побережий.

# Класс Lecanoromycetes

## ПОРЯДОК LECANORALES

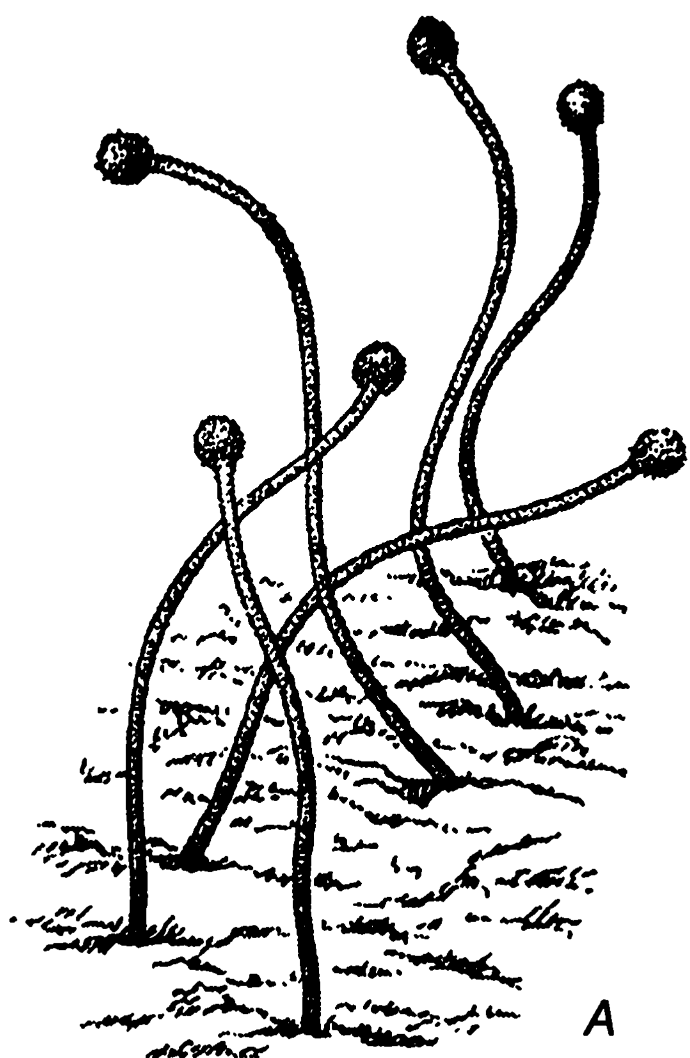
Порядок Lecanorales — самый крупный из лихенизированных грибов. Он включает 5 подпорядков и более 50 семейств полифилетического происхождения, что подтверждается молекулярными данными. Плодовые тела — апотеции: леканоровые, лецидеевые, биаторовые — развиваются по аскогимениальному, гемиангиокарпному или гимнокарпному типу. Эксципул чашевидный или кольцеобразный. Гимений со зрелыми парафизами, амилоидный. Сумки леканорового типа, амилоидные или прототуникатные. Споры бесцветные или коричневые, одноклеточные, поперечно-многоклеточные или муральные. Пикнидии

с конидионосцами различного типа. Форма конидий разнообразна. Слоевище накипное, пластинчатое, чешуйчатое, листоватое, кустистое. Фотобионты — зеленые водоросли или/и цианобактерии. Химические соединения — алифатические кислоты, бензиловый эфир, хромоны, депсиды, депсидоны, дибензофураны, дифениловый эфир, дериваты пульвиновой кислоты, хиноны, стероиды, терпены, ксантоны. Большинство таксонов лихенизированы. Включает от 4 до 8 подпорядков.

## *ПОДПОРЯДОК LECANORINAE*

Lecanorinae — самый крупный подпорядок, объединяющий большое число таксонов лихенизированных грибов. Фотобионт многих лишайников этого подпорядка — *Trebouxia*.

Особый интерес представляет группа порошкоплодных лишайников, в которую входит несколько семейств. Эти лишайники отличаются тем, что сумки в апотециях рано разрушаются и споры свободно лежат между выступающими парафизами, образуя порошистую массу — ***мазедий***. Эволюция этой группы шла по пути выработки приспособления для лучшего рассеивания спор ветром. Апотеции большинства видов приподняты над слоевищем. У видов родов *Calicium* и *Coniocybe* слоевище обычно накипное, а плодовые тела напоминают маленькие гвоздики (рис. 350). У *Sphaerophorus* слоевище кустистое, апотеции располагаются на концах булавовидных веточек и глубоко в них погружены (рис. 351).



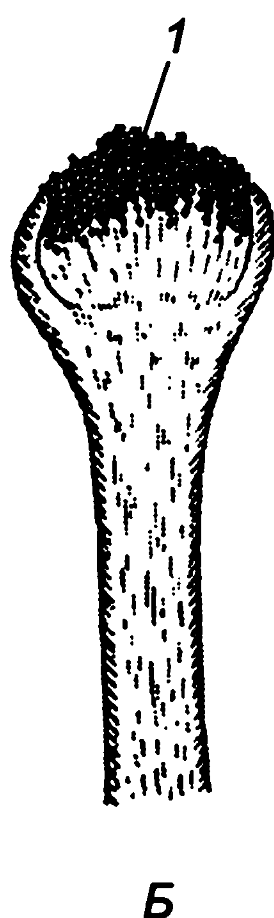




**Рис. 350.** *Coniocybe furfuracea.*

*А* — внешний вид плодовых тел на слоевище; *Б* — продольный разрез через плодовое тело: *1* — мазедий

**Рис. 351.** *Spaerophorus.*

*А* — внешний вид веточки с плодовым телом: *1* — плодовое тело; *Б* — продольный разрез через плодовое тело: *1* — мазедий, *2* — слоевищный эксципул, *3* — ножка, *4* — устьице

Порошкоплодные — одна из древних групп, рано отделившаяся от основной линии развития гимнокарповых лишайников, в ней много монотипных родов. У некоторых из них союз с водорослями необлигатный: водоросли присутствуют только на ранней стадии развития, а на поздних стадиях водорослей нет. На основании этого некоторые исследователи относят их к свободноживущим грибам.

Роды *Lecidea, Rhizocarpon, Biatora, Lecanora* имеют накипное слоевище, но относятся к разным семействам. У видов рода *Lecidea* слоевище эпилитное или эндолитное, поскольку эти лишайники встречаются на камнях; апотеции лецидеевого типа; эксципул светлый; гимениальный слой амилоидный; сумки без окулярной камеры, слабоамилоидные, за исключением сильно синеющей, наподобие колпачка, самой верхней части; споры одноклеточные, бесцветные.

Большинство видов рода *Rhizocarpon* растет на каменистом субстрате, но некоторые паразитируют на других лишайниках и изредка заходят на древесину и почву. Наиболее многочисленны в северных и горных районах. Апотеции лецидеевые, погруженные в слоевище; эксципул темноокрашенный; эпигимений и гипотеций темные, гимениальный слой бесцветный; сумки без окулярной камеры, слабоамилоидные, и лишь в верхней части сумки имеется серповидная сильноамилоидная область; споры 2—4-клеточные или муральные, от бесцветных до почти черных, с отчетливой слизистой оболочкой.

Виды рода *Biatora* имеют биаторовые светлоокрашенные апотеции; эпигимений плохо развит; сумки с окулярной камерой и толстым амилоидным толусом, споры бесцветные 1—4(6)-клеточные. Встречаются в северных и умеренных областях, редко заходят южнее 40° сев. ш.; растут на мхах, растительных остатках, гнилой древесине, редко на коре деревьев.

Род *Lecanora* содержит около 400 видов, для которых характерны леканоровые апотеции, сумки с окулярной камерой и толстым амилоидным толусом; споры бесцветные, одноклеточные, элипсоидные или округлые. Распространены очень широко — от тропиков до Арктики, растут на всевозможных субстратах. Некоторые эпифитные виды выносят сильное загрязнение, что позволяет расти им в промышленных зонах.

Род *Umbilicaria* характеризуется моно- или полифильным слоевищем, т.е. состоящим из одной или многих листовидных пластинок, прикрепленных к субстрату центральным гомфом (рис. 352). Апотеции лецидеевого типа, но своеобразного строения, так как имеют орнаментальные выросты, напоминающие извилины головного мозга. Такие апотеции называют гирофороидными, или гирозными. Для видов рода характерна кальцефобность, т.е. они никогда не растут на известковых субстратах. Долгое время считалось, что это типично эпилитные лишайники, но некоторые виды были найдены в Монголии на стволах деревьев.

У видов рода *Physcia* слоевище листоватое (рис. 353), с параплектенхимным верхним и прозоплектенхимным нижним коровым слоем; апотеции леканоровые; споры коричневые, 2-клеточные; конидии цилиндрические; из химических соединений всегда присутствует атранорин. Растут на камнях, коре деревьев, древесине, на моховом покрове. Многие виды устойчивы к загрязнению воздуха.



**Рис. 352.** Слоевище *Umbilicaria muehlenbergii*



**Рис. 353.** Слоевище *Physcia* sp.

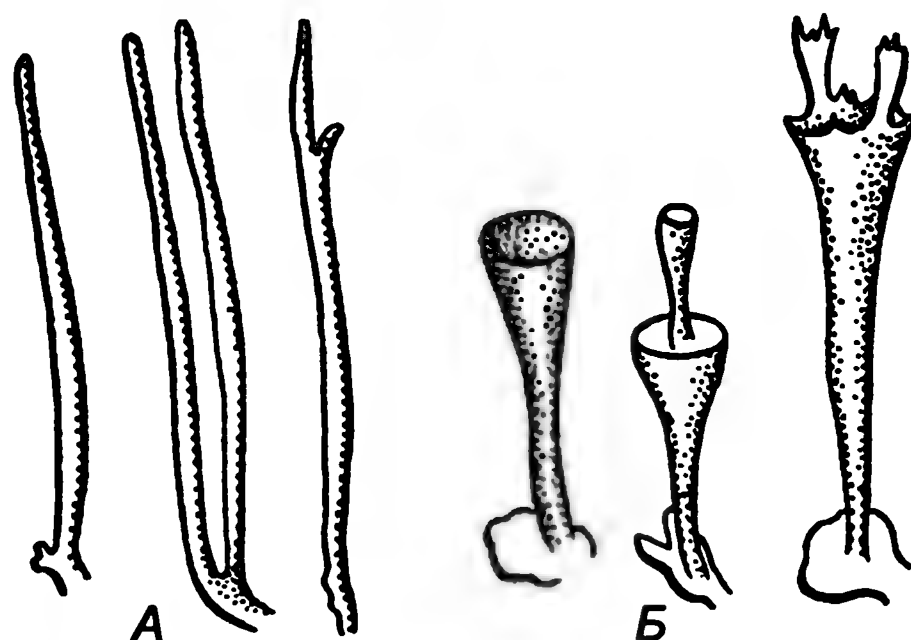
Слоевище видов рода *Anaptychia* листоватое или в виде низких кустиков (рис. 354); верхний коровый слой прозоплектенхимный; нижняя поверхность слоевища часто без корового слоя, с ризинами и/или ресничками (фибриллами); апотеции леканоровые; споры коричневые, 2-клеточные. Растут на коре деревьев, скалах, реже на древесине.

Для родов *Cladonia* и *Stereocaulon* характерно кустистое слоевище, состоящее из двух частей: первичного, горизонтального слоевища в виде бугорчатой корочки или мелких чешуек, которое нередко исчезает, и вторичного слоевища в виде вертикальных выростов — подециев у *Cladonia* (рис. 355) и псевдоподециев у *Stereocaulon* (рис. 356). Подеции и псевдоподеции отличаются происхождением: псевдоподеции образуются экзогенно из поверхностных слоев бугорков первичного слоевища, подеции — эндогенно. На них часто образуются чешуйки разнообразной формы — ***филлокладии***, увеличивающие фотосинтетическую поверхность. Подеции *Cladonia* имеют внутри полость, снаружи они могут быть покрыты коровым слоем или же коровый слой отсутствует. Форма подеций разнообразная: шиловидная, кубковидная (сцифовидная), кустистая. Апотеции лецидеевые, споры бесцветные, одноклеточные. Род включает более 300 видов, сотни разновидностей и форм, распространенных во всех растительно-климатических зонах — от полярных пустынь до тропиков. Растут на почве, валеже, на основании стволов деревьев, мхах. Многие из них имеют хозяйственное значение. В отличие от *Cladonia*, псевдоподеции у *Stereocaulon* заполнены внутри толстостенными гифами и, как правило, с цефалодиями. Апотеции биаторовые, споры бесцветные, 2—14-клеточные. Растут на скалах и почве, нередко вперемежку со мхами.

**Семейство Parmeliaceae.** Это самое крупное семейство в подпорядке, объединяющее около 90 родов лишайников. Слоевище обычно листоватое или кустистое; апотеции леканоровые; эксципул с антиклинальными, анастамозирующими




**Рис. 354.** Слоевище *Anapthychia ciliaris* (*1* — апотеций)



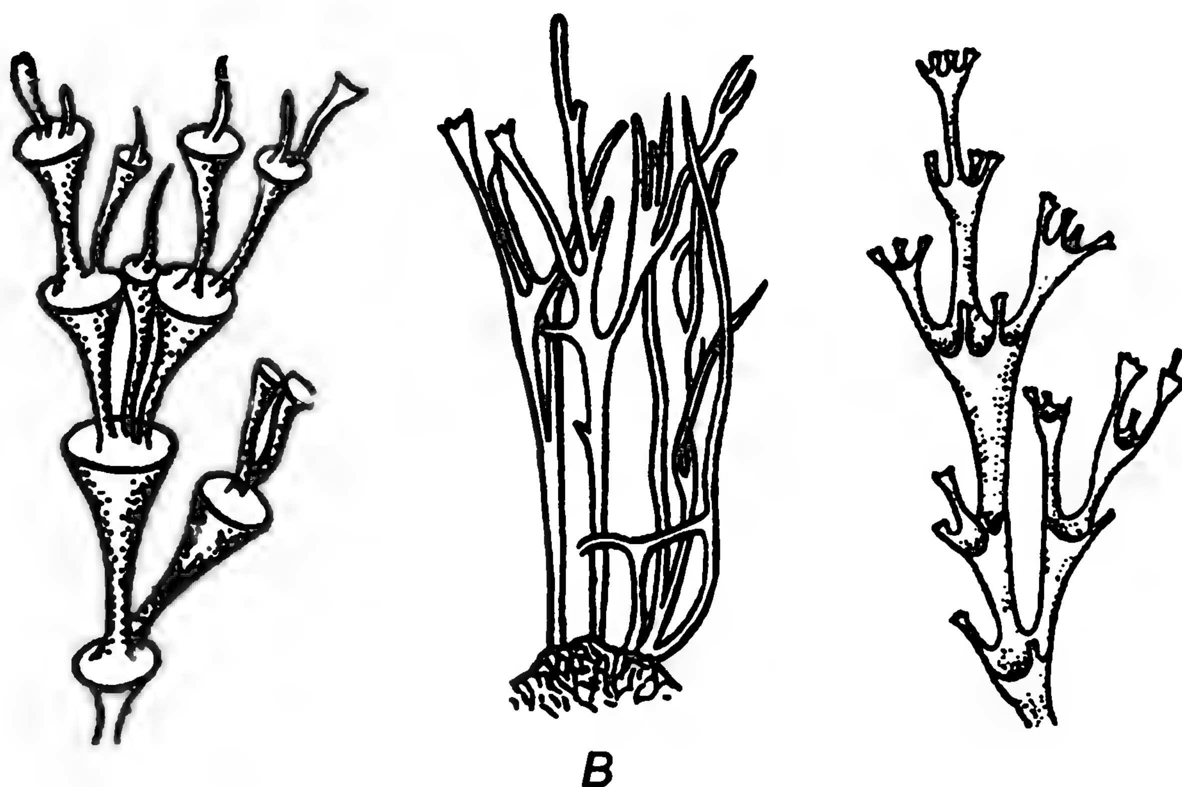




**Рис. 355.** Формы подециев кладоний (*А* — шиловидная, *Б* — сцифоидная, *В* — сцифоидно-кустистая)

гифами; споры обычно одноклеточные (реже 2-клеточные до муральных), чаще бесцветные, иногда коричневые. На основании строения апикального аппарата, формы конидий, химических соединений и прочих признаков выделено много новых родов. Лишайники с листоватым слоевищем, как правило, эпифиты или эпилиты, с кустистым — чаще эпифиты или эпигеиды. Но есть и эврисубстратные (с широкой субстратной амплитудой) виды.

Роды *Parmelia* и *Hypogymnia* имеют листоватое слоевище. Виды *Parmelia* прикрепляются с помощью ризин. У *Hypogymnia* ризины отсутствуют, а слоевище прикрепляется с помощью небольшого выроста корового слоя; внутри сердцевины имеется воздушная полость. Из этого рода наиболее широко на территории России распространена *H. physodes*. Вид очень полиморфный, имеющий много форм, произрастающий на различных субстратах, относительно устойчивый к загрязнению воздуха.

Слоевища родов *Bryoria, Cetraria, Evernia, Usnea* кустистые. У *Bryoria* и *Usnea* (рис. 357) слоевище имеет радиальное строение, у *Cetraria* и *Evernia* (рис. 358) оно дорсовентральное. Слоевища *Bryoria* и *Usnea* напоминают бороды соответственно коричневого и зеленоватого цвета. Все виды *Usnea* содержат усниновую кислоту. Кроме того, эти роды отличаются анатомически: внутри слоевища *Usnea* проходит сердцевинный тяж, в то время как сердцевина *Bryoria* рыхлая, без тяжа. Апотеции у них образуются редко. Среди этих родов преобладают эпифиты. Большинство видов рода *Usnea* очень чувствительны к загрязнению воздуха.

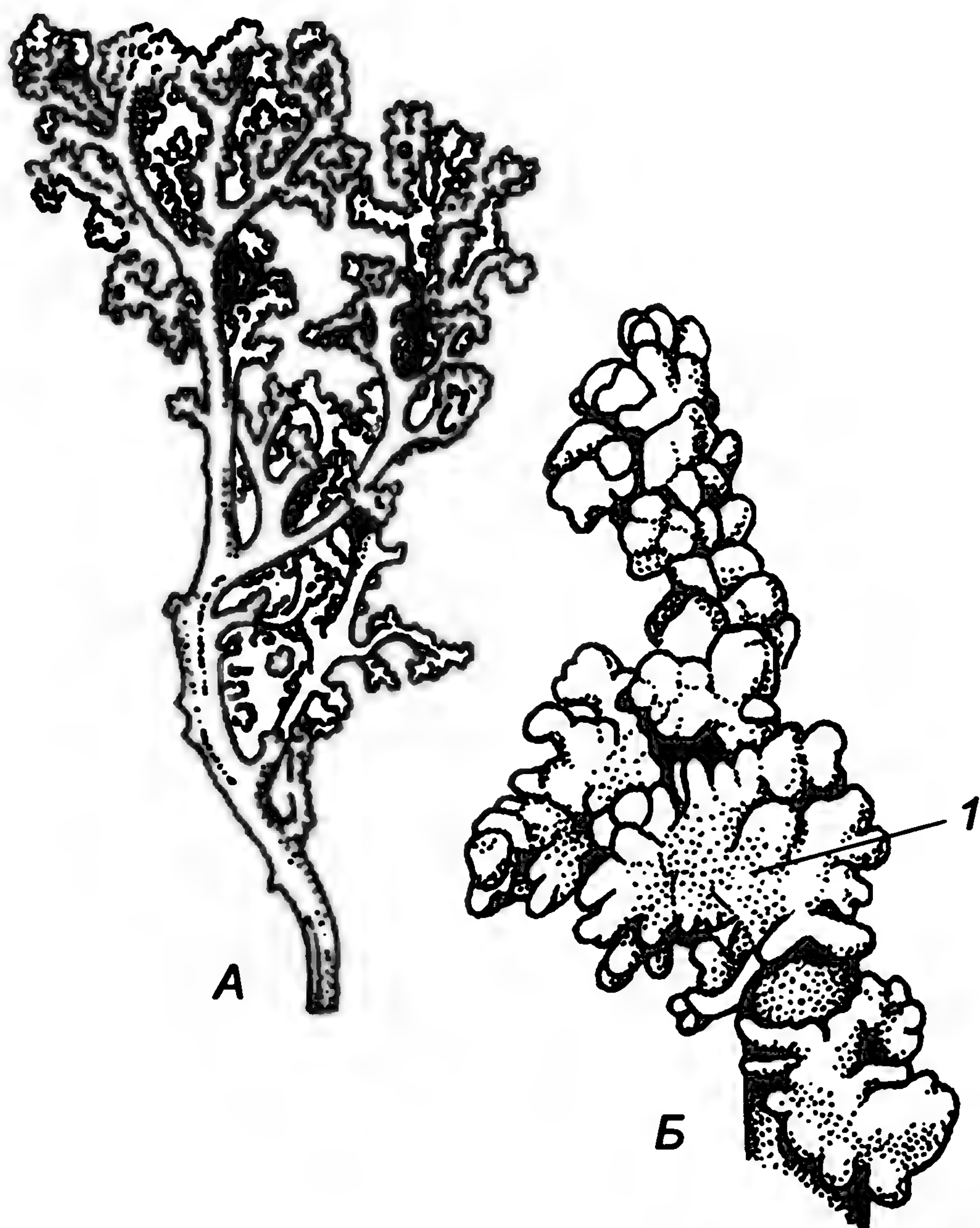



**Рис. 356.** *Stereocaulon alpinum.*
*А* — внешний вид псевдоподеция; *Б* — часть веточки псевдоподеция: *1* — филлокладий

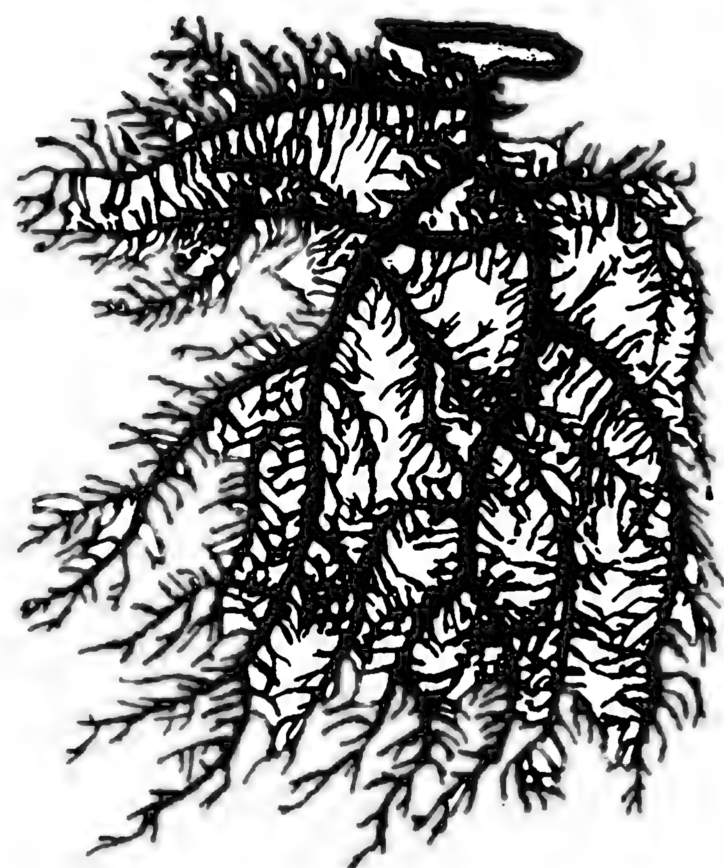


**Рис. 357.** Слоевище *Usnea* sp.




**Рис. 358.** Слоевище *Evernia prunastri* (*1* — соредии)

Виды рода *Cetraria* обитают на почве. Наиболее широко они распространены в тундре и лесотундре. У многих видов в коровом слое имеются псевдоцифеллы. Апотеции располагаются на верхней стороне краев лопастей; верхняя часть сумок с амилоидным кольцом. *C. islandica* — «исландский мох» — полиморфный вид, встречается в различных местообитаниях: в сосновых лесах, верещатниках, на болотах, в тундре и лесотундре.

## *ПОДПОРЯДОК ACAROSPORINEAE*

Включает 2 семейства. Слоевище обычно накипное или чешуйчатое, реже кустистое; плодовые тела биаторовые, лецидеевые или леканоровые, часто погруженные в слоевище; сумки без окулярной камеры, неамилоидные, с большим количеством (100—200) одноклеточных очень мелких спор или спор по 4—8 в сумке; фотобионты — одноклеточные зеленые водоросли. Растут в основном на скалах, реже на бедных почвах, слоевищах других лишайников; имеются кочующие формы; ксерофиты. К подпорядку Acarosporineae относятся, например, роды *Aspicilia* (в сумке 4—8 спор) и *Acarospora* (сумки с многочисленными спорами).

## *ПОДПОРЯДОК PELTIGERINEAE*

Подпорядок включает 7 семейств. Многие виды предпочитают влажные местообитания. Слоевища листоватые или чешуйчатые; споры обычно поперечно-многоклеточные, бесцветные или окрашенные. У некоторых родов, например *Leptogium* и *Collema*, слоевище гомеомерное с фотобионтом *Nostoc*. У *Collema* коровый слой не развит, у *Leptogium* коровый слой состоит из 1 или нескольких рядов крупных бесцветных клеток.

У родов *Peltigera, Nephroma, Lobaria* слоевища крупнолопастные, гетеромерные, в качестве фотобионта обычно присутствует цианобактерия, реже зеленая водоросль. Если фотобионтом является зеленая водоросль, то развиваются также цефалодии. Фотобионтом родов *Peltigera* и *Nephroma* является *Nostoc,* реже зеленая водоросль *Coccomyxa*, в этом случае *Nostoc* встречается в цефалодиях. У *Lobaria* фотобионт — *Nostoc* или *Scytonema*, а из зеленых водорослей — *Dictyochloropsis* или *Trebouxia*. Виды этих родов часто растут на почве, коре деревьев, нередко встречаются на замшелых субстратах.

Для видов рода *Peltigera* характерно развитие апотециев на верхней стороне слоевища по краю лопастей, отсутствие корового слоя на нижней стороне слоевища и развитие здесь сети жилок, от которых отходят пучки ризин (рис. 359). Гифы, образующие жилки, имеют гидрофильные стенки, что способствует подъему и проведению воды к верхним и внутренним частям слоевища. У *P. aphthosa* цефалодии развиваются на верхней стороне слоевища.

Виды рода *Nephroma* покрыты коровым слоем с обеих сторон, ризины обычно отсутствуют, но на нижней стороне иногда развивается войлочек; апотеции образуются по краю лопастей с нижней стороны. У *N. arcticum* цефалодии развиваются внутри слоевища в сердцевинном слое.

Слоевища у видов рода *Lobaria* обычно сетчато-складчатые (рис. 360), покрыты коровым слоем с обеих сторон, нередко с густым войлочком на нижней поверхности; цефалодии также развиваются на нижней поверхности; леканоровые апотеции располагаются по всей поверхности слоевища или по краям.

## *ПОДПОРЯДОК TELOSCHISTINEAE*

Подпорядок включает 3 семейства. Слоевище накипное, листоватое или кустистое; апотеции леканоровые или лецидеевые; споры биполярные. У большинства видов слоевище и апотеции (или только диск апотеция) оранжевого цвета, что обусловлено присутствием париетина (антрахинон); париетин с едким калием дает малиновую окраску. Растут на различных субстратах.

Род *Caloplaca* насчитывает около 450 видов. Слоевище или полностью накипное, или в центре накипное, а по краям лопастное; без нижнего корового слоя; апотеции леканорового типа, реже биаторовые. Имеются виды, паразитирующие на других лишайниках.

Род *Xanthoria* (рис. 361) объединяет виды с листоватым слоевищем, покрытым коровым слоем с обеих сторон; апотеции леканоровые. Эти лишайники предпочитают солнечные местообитания. Один из самых распространенных видов — нитрофильный лишайник *X. parietina*, довольно устойчивый к загрязнению воздуха.

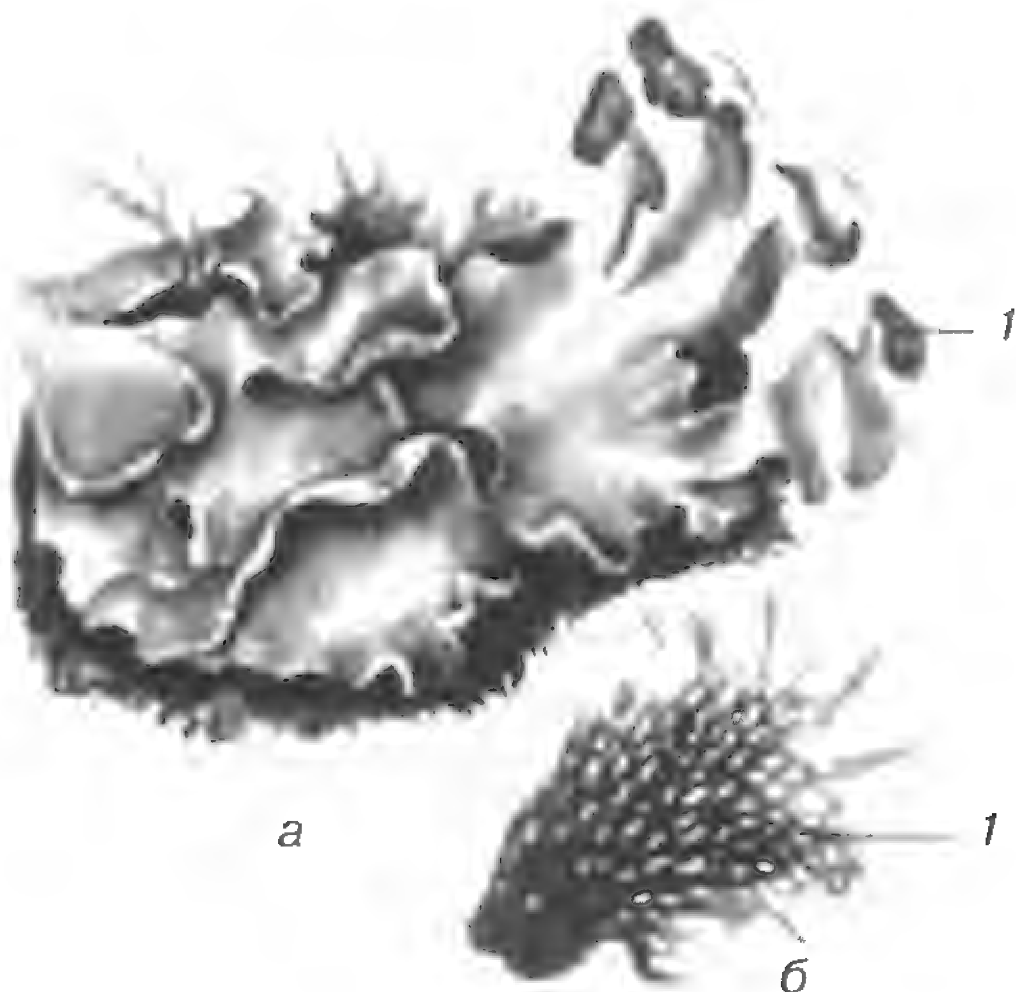



**Рис. 359.** Слоевище *Peltigera* sp.
*а* — верхняя поверхность: *1* — апотеции; *б* — нижняя поверхность: *1* — жилки, *2* — ризины

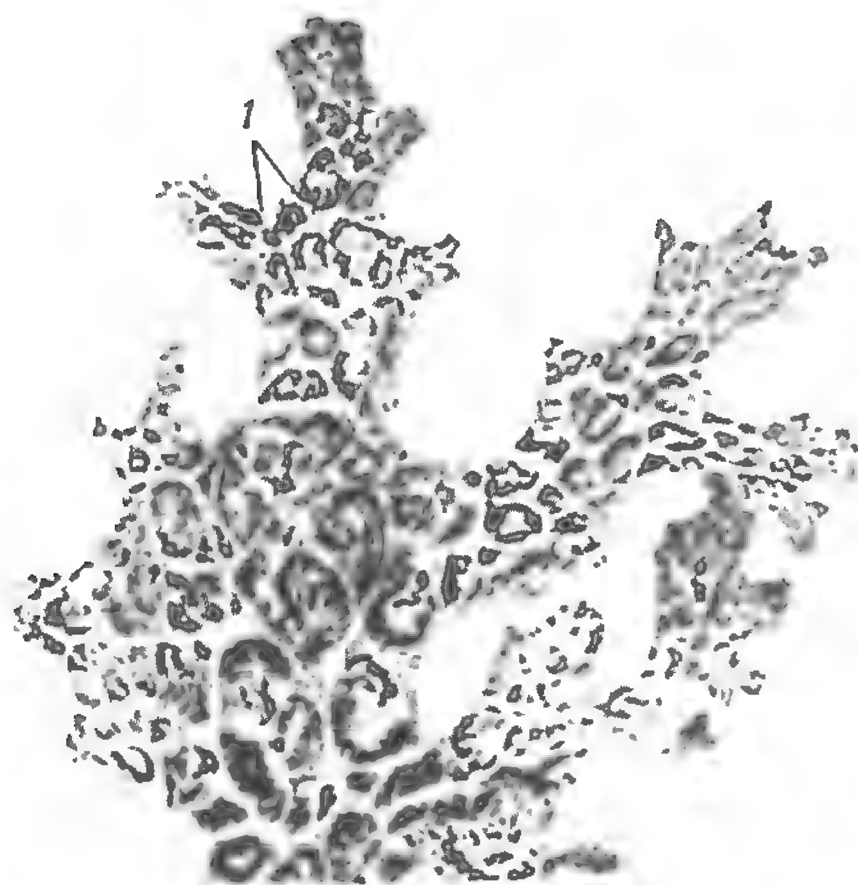



**Рис. 360.** Слоевище *Lobaria pulmonaria* (*1* — сорали)

## ПОРЯДОК PERTUSARIALES

Порядок представляют 2 (3) семейства. Плодовые тела леканоровые, развиваются по аскогимениальному и гемиангиокарпному типу, нередко погруженные в слоевище; эксципул чашевидный; гимений с парафизоидами, амилоидный, слабоамилоидный или неамилоидный; сумки с окулярной камерой; споры бесцветные, толстостенные, от одноклеточных до поперечно-многоклеточных, нередко очень крупные; пикнидии с конидиеносцами 3, 4 типа; конидии гантелевидные, нитчатые; слоевище накипное или чешуйчатое; фотобионт — зеленые водоросли; химические соединения, входящие в состав лишайника, — алифатические кислоты, депсиды, депсидоны, депсоны, ксантоны. Все таксоны лихенизированы.



**Рис. 361.** *Xanthoria parietina*

В роде *Pertusaria* насчитывается до 250 видов, произрастающих на разных субстратах; распространены в Арктике и умеренных зонах Северного полушария. Слоевище накипное; апотеции у многих видов глубоко погружены в слоевище и внешне напоминают перитеции; гимений амилоидный; споры одноклеточные, обычно очень крупные (длиной до 300 мкм), толстостенные, особенно на концах, часто с ясно различимыми слоями.

## ПОРЯДОК VERRUCARIALES

Систематическое положение порядка неясно. Плодовые тела — перитеции, развиваются по аскогимениальному типу. Перидиум окрашенный или бесцветный. Гимений неамилоидный, с перифизами, парафизы обычно отсутствуют. Сумки битуникатные, часто с толстой внутренней оболочкой, неамилоидные. Споры одноклеточные, поперечно-многоклеточные или муральные, бесцветные или коричневые. У большинства представителей фотобионтами являются зеленые одноклеточные водоросли (например, *Myrmecia*), у двух видов — желтозеленые водоросли (*Heterococcus*), у одного — бурая водоросль (*Petroderma*), или фотобионты отсутствуют. Слоевище накипное, нитчатое, пластинчатое, чешуйчатое или листоватое. Лишайниковые вещества не найдены. Большинство таксонов лихенизировано. Порядок включает от 1 до 2 семейств.

Род *Verrucaria* — один из самых крупных в порядке, насчитывает около 350 видов, которые распространены преимущественно в умеренных областях, особенно в горных районах. Растут обычно на известковых скалах и доломитах. Большинство ксерофиты, но есть и амфибические виды.

## ПОРЯДОК OSTROPALES

Систематическое положение этого порядка окончательно не выяснено. Плодовые тела — апотеции или гистеротеции (иногда на ранних стадиях развития напоминают перитеции), биаторовые, лецидеевые или леканоровые, развиваются по аскогимениальному и гемиангиокарпному типу. Эксципул чашевидый. Гимений со зрелыми парафизами, неамилоидный, с боковыми парафизами или без них. Сумки унитуникатные, неамилоидные. Споры от поперечно-многоклеточных до муральных, бесцветные или коричневые. Пикнидии с конидионосцами различных типов. Конидии различной формы, нитчатые. Слоевище накипное, иногда гипофлеоидное. Фотобионты — зеленые водоросли, или они отсутствуют. Химические соединения лишайников: депсиды, депсидоны β-орцинола, хиноны, терпены, ксантоны. Порядок включает от 2 до 5 семейств с лихенизированными таксонами.

Растут на коре лиственных, реже хвойных пород деревьев, на листьях вечнозеленых деревьев, иногда на скалах. Распространение и большое видовое разнообразие многих таксонов этих лишайников в тропиках дают основание предполагать, что они имеют тропическое происхождение. Ископаемые находки некоторых таксонов в слоях мезозойской эры свидетельствуют о древности группы.

Род *Graphis* — один из крупных таксонов, насчитывает около 300 видов. Почти все виды этого рода встречаются в тропиках и субтропиках, и лишь несколько видов заходят в умеренные области. В России наиболее распространен *G. scripta* (см. рис. 326). Слоевища этого лишайника выглядят как беловатые пятна с гистеротециями в виде черных извилистых или ветвистых линий, напоминающих восточные письмена. Слоевища хорошо заметны на гладкой коре лиственных пород деревьев.

# ОТДЕЛ BASIDIOMYCOTA. ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

Количество базидиальных лишайников в отличие от асколишайников невелико: только 8 родов из гомобазидиомицетов лихенизированы. Среди гетеробазидиомицетов лихенизированные виды неизвестны. Морфологически слоевища базидиальных лишайников не отличаются от слоевищ свободноживущих базидиальных грибов. Взаимодействие микобионта и фотобионта обычно происходит в основании плодового тела. У большинства базидиальных лишайников отсутствуют также специализированные пропагулы — соредии и изидии, осуществляющие вегетативное размножение у асколишайников.

Микобионты лихенизированных видов базидиальных грибов облигатно ассоциированы с цианобактериями (виды рода *Scytonema*) и/или зелеными водорослями (виды рода *Coccomyxa*). В лихенизированном состоянии трихомы *Scytonema* иногда укорочены и свернуты кольцом, так что их можно принять за зеленые хлорококковые водоросли. Зеленые водоросли внутри слоевищ обычно сформированы в глобулы. Размножаются они апланоспорами. Микобионты образуют плодовые тела. Несмотря на то что плодовые тела образуются спорадически и ограничены во времени, количество базидиоспор в них огромно, что и способствует распространению базидиолишайников.

Химические компоненты изучены плохо. Из специфических лишайниковых веществ у некоторых видов отмечены атранорин, тенуиорин и эргостерин.

У базидиальных лишайников описано 3 типа взаимодействия микобионта с фотобионтом; гифы микобионта образуют: 1) гаустории, 2) апрессории, 3) водоросли оплетены гифами микобионта, но ни гаустории, ни апрессории не образуются. Первый тип взаимодействия выявлен у видов, фотобионтом которых является *Scytonema*. Трихомы *Scytonema* окружены плотным чехлом параллельно идущих гиф, от которого отходят гаустории. При этом нередко наблюдается сжатие трихом и отсутствие у цианобактерий цианофицина.

Два других типа взаимодействия выявлены у лишайников, фотобионтом которых являются зеленые водоросли. Апрессории микобионта вызывают необратимые изменения водорослевых клеток: цитоплазма отходит от клеточной стенки, разрушается, и водорослевая клетка погибает. Клетки без апрессорий жизнеспособны и размножаются. В случае отсутствия апрессорий и гаусторий гифы плотно окружают водоросли, образуя твердые округлые комочки.

Долгое время считалось, что базидиолишайники приурочены только к тропической и субтропической областям. Но некоторые виды растут в умеренных областях, заходят в арктические и субарктические регионы или склонны к космополитизму. Базидиальные лишайники растут на мхах, коре, слоевищах других лишайников, почве, влажной гниющей древесине.

**Семейство Thelephoraceae.** Одним из представителей этого семейства является род *Dictyonema*, образующий рожкообразные плодовые тела с гладкими, бесцветными базидиоспорами. В основании плодовых тел, в плотных чехлах из параллельно идущих гиф микобионта, находятся длинные трихомы *Scytonema*. При этом типичное лишайниковое слоевище не образуется. Род распространен в тропической и субтропической областях, где растет в верхнем поясе гор, поскольку адаптирован к прохладным, влажным, но хорошо освещенным экотопам.

**Семейство Clavariaceae.** Для лихенизированных родов, входящих в это семейство, характерны клавариоидные плодовые тела, гладкие бесцветные базидиоспоры, фотобионты типа *Coccomyxa* или *Scytonema* и отсутствие типичного лишайникового слоевища. У видов рода *Multiclavula* ассоциация микобионта с фотобионтом может быть представлена в виде неправильной формы шариков, погруженных в желатиновый матрикс на влажной разлагающейся древесине или в виде тонкого, однородного или гранулированного слоя на поверхности почвы. В Центральной Европе вид этого рода предпочитает развиваться на древесине хвойных деревьев, но в субтропической и тропической областях встречается несколько видов, которые растут в местах, где хвойные породы отсутствуют.

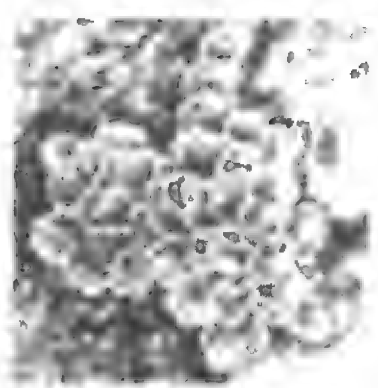


**Рис. 362.** Слоевище базидиального лишайника *Omphalina hudsoniana*

**Семейство Tricholomataceae.** Типичный представитель семейства — род *Omphalina*, однако не все виды этого рода лихенизированы. У лихенизированных видов плодовые тела маленькие, ворсистые, имеющие центральную ножку и пластинчатую шляпку. Согласно морфологическим данным и данным по рибосомальной ДНК, лихенизированные виды образуют монофилетичную группу. Некоторые из них развивают на поверхности субстрата тонкий зеленоватый слой, состоящий из гиф микобионта и клеток зеленых водорослей. Слоевища других видов, например *O. hudsoniana*, представляют собой хорошо развитые чешуйки (рис. 362). Чешуйчатое слоевище организовано сложнее. В центре слоевища находятся камеры с водорослями, а сверху и снизу оно покрыто псевдопаренхимными коровыми слоями, образованными гифами микобионта. Нижний коровый слой может быть прерывистым.

Долгое время некоторых представителей семейства относили к разным родам, так как находили без плодовых тел. Виды, у которых слоевище было в виде тонкой пленки, относили к роду *Botrydina*, а имеющие чешуйчатое слоевище — к роду *Coriscium*.

Представители рода *Omphalina* широко распространены в арктической и субарктической областях, некоторые из них космополиты. На территории России встречается *O. hudsoniana*. Растет на влажной почве в затененных местообитаниях, на мхах и растительных остатках, торфяниках, болотах. Вид занесен в Красную книгу.

# МИКСОМИЦЕТЫ, ИЛИ СЛИЗЕВИКИ

Миксомицеты в широком смысле и традиционном понимании в настоящее время относят к царству Protozoa (Olive, 1975), или Protoctista (Whittaker, 1969). Их объединяет наличие фаготрофной стадии.

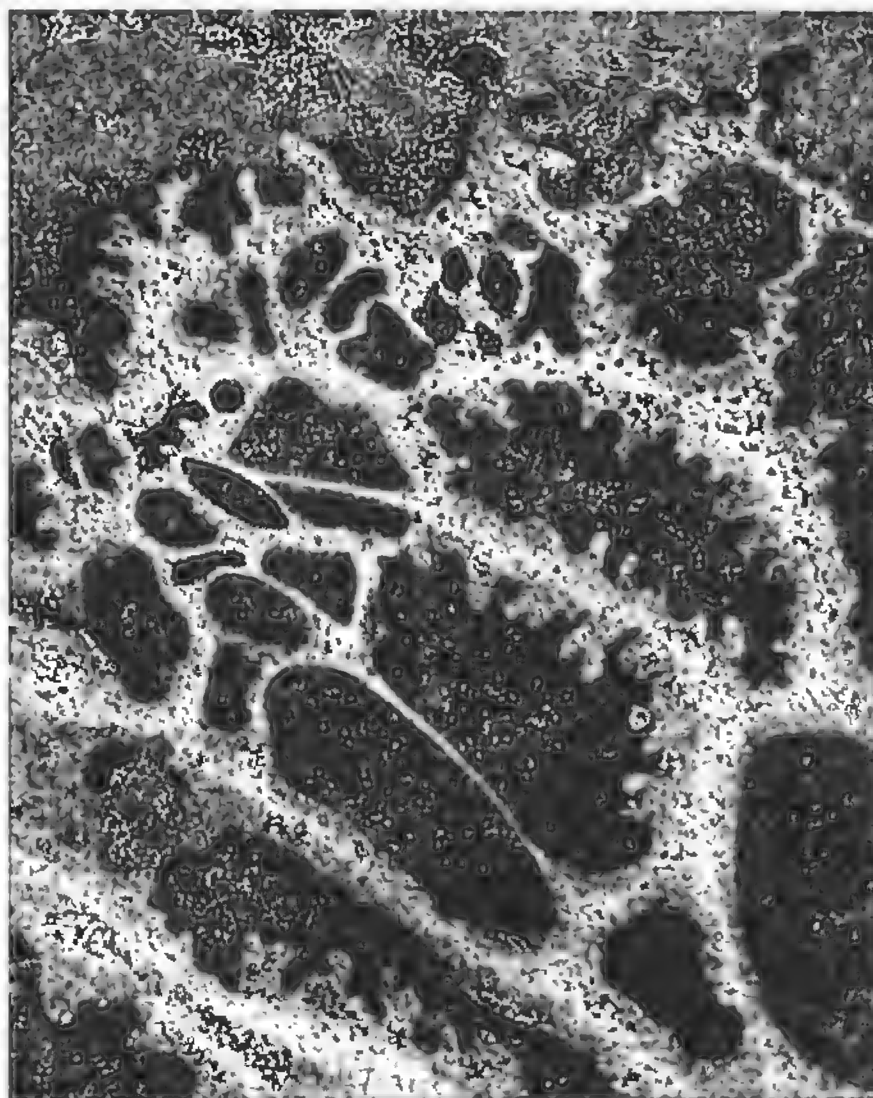


**Рис. 363.** Часть плазмодия под микроскопом

Эта группа включает эукариотные гетеротрофные организмы, вегетативная (трофическая) стадия которых представлена голым многоядерным протопластом, способным к амёбоидному движению по субстрату — *плазмодием* (рис. 363). Реже встречается вегетативное тело — одноядерная амёба (амёбоид), или *псевдоплазмодий*, где амёбоиды не теряют своей обособленности. Способ питания в основном голозойный. Размер миксомицетов — от нескольких микрометров до нескольких сантиметров. Репродуктивная стадия — простой или сложный спорангий (см. рис. 365—367).

У миксомицетов сложный цикл развития, включающий зооспоры с двумя гладкими жгутиками, гаплоидные и диплоидные *миксоамёбы*; у представителей отделов Dictyosteliomycota и Acrasiomycota жгутиковая стадия отсутствует (рис. 364).

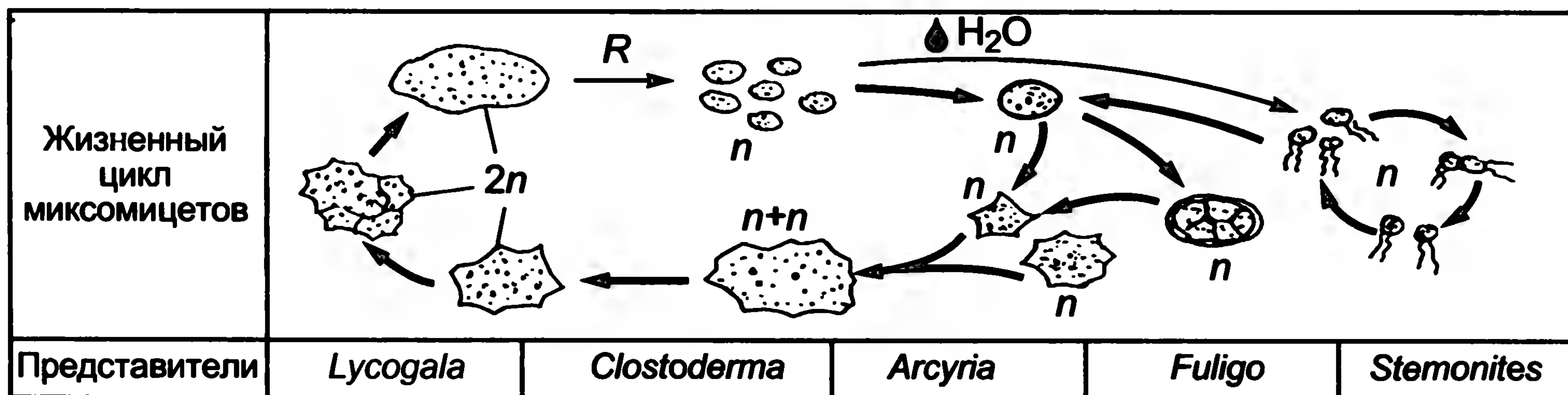



**Рис. 364.** Цикл развития миксомицетов

Миксомицеты в большинстве сапротрофы, живущие в гнилой древесине и листовом опаде, немногие — внутриклеточные паразиты растений. Группа включает около 500 видов и подразделяется на 4 отдела и 6 классов (табл. 8) по уровню организации плазмодия, особенностям цикла развития и способу питания — сапротрофному или паразитному.

*Таблица 8*

**Отделы и классы миксомицетов**

| Отдел | Класс |
|---|---|
| Myxomycota | Ceratiomyxomycetes<br>Myxomycetes<br>Protosteliomycetes |
| Plasmodiophoromycota | Plasmodiophoromycetes |
| Dictyosteliomycota | Dictyosteliomycetes |
| Acrasiomycota | Acrasiomycetes |

# ОТДЕЛ МИКСОМИКОТА (MYXOMYCOTA)

Отдел составляют типичные миксомицеты. Вегетативное тело (ассимилятивная стадия) — сапротрофный плазмодий. Имеется жгутиковая стадия — ***миксофлагелляты***. В состав клеточных стенок спорангиев и спор входит целлюлоза. Отдел включает три класса.

## Класс миксомицеты, или миксогастровые (Myxomycetes, Myxogasteromycetes)

Наиболее крупный класс отдела, включающий около 400 видов-сапротрофов, обитающих главным образом в лесах. Плазмодий живет внутри растительного субстрата: в глубине гниющих пней, валежа, в лесной подстилке среди опавших перегнивающих листьев. В субстрате он амёбообразно передвигается со скоростью 0,1—0,4 мм/мин.

Плазмодий содержит около 70% воды и 25—30% белков. В его составе имеются липиды, гликоген, пигменты и некоторые другие вещества.

Ядра плазмодия диплоидны. Находясь в субстрате, он обладает положительными гидро- и трофотаксисами и отрицательным фототаксисом. В определенный момент развития плазмодий, достигнув определенных размеров, приобретает положительный фототаксис, выползает на поверхность субстрата, где его можно обнаружить в виде бесцветной или окрашенной слизистой массы. Здесь он переходит к генеративной стадии — образованию спорангиев со спорами. Обычно в спорангий (или в спорангии) превращается весь плазмодий, причем это превращение происходит очень быстро, часто в течение нескольких часов. Спорангии миксогастеровых разнообразны по форме и строению (рис. 365—367). Внутри спорангиев образуется масса спор. Из спавшихся при образовании спор вакуолей, находившихся в плазмодии, у многих родов и видов формируются особые нити — ***капиллиции*** с неравномерно утолщенными стенками. Благодаря этим утолщениям

в виде колец, спиралей, шипиков и т.п., нити способны к гигроскопическим движениям и содействуют, таким образом, разрыхлению и рассеиванию спор.

Образованию спор и спорангиев предшествует редукционное деление диплоидных ядер плазмодия (*R*). Гаплоидные споры, попав на субстрат, прорастают в гаплоидные зооспоры с двумя гладкими жгутиками на переднем конце. Зооспоры могут размножаться делением, затем теряют жгутики и превращаются в гаплоидные ***миксоамёбы***, которые также могут размножаться делением; затем эти миксоамёбы попарно сливаются и образуется диплоидная миксоамёба. Последняя разрастается, число ядер в ней увеличивается за счет митотических делений диплоидных ядер и таким образом вновь образуется плазмодий, уходящий в глубь субстрата (см. рис. 364). Это общая схема цикла развития миксомицетов, от которой могут быть отклонения. Так, имеются указания на наличие у сапротрофных миксомицетов бесполого размножения двужгутиковыми зооспорами, образующимися из отделившихся участков плазмодия.




**Рис. 365.** *Trichia.*
*1* — группа спорангиев; *2* — нить капиллиция и споры; *3* — раскрывшийся спорангий

Широко распространены в лесах на мелких гнилушках виды родов трихия (*Trichia*) с мелкими золотистыми цилиндрическими спорангиями 1—2 мм высотой, расположенными тесными группами (рис. 365), и стемонитес (*Stemonites*), спорангии которых после разрушения оболочки имеют вид крошечных перышек темно-коричневого цвета 5—15 мм высотой. В этой стадии они состоят из капиллиция, ветвящегося и образующего сеточку на длинной тонкой ножке, коричневого от покрывающей его массы спор (см. рис. 366).

Хорошо заметна и часто встречается на замшелой древесине ликогала древесинная (*Lycogala epidendrum*). Ее довольно крупные, до 1 см в диаметре, шаровидные плодовые тела кораллово-красной окраски представляют собой соединение нескольких спорангиев под общей оболочкой. При этом собственные оболочки спорангиев разрушаются, а их остатки образуют ***псевдокапиллиций***. Такое плодовое тело миксомицетов называется ***эталий*** (см. рис. 367).

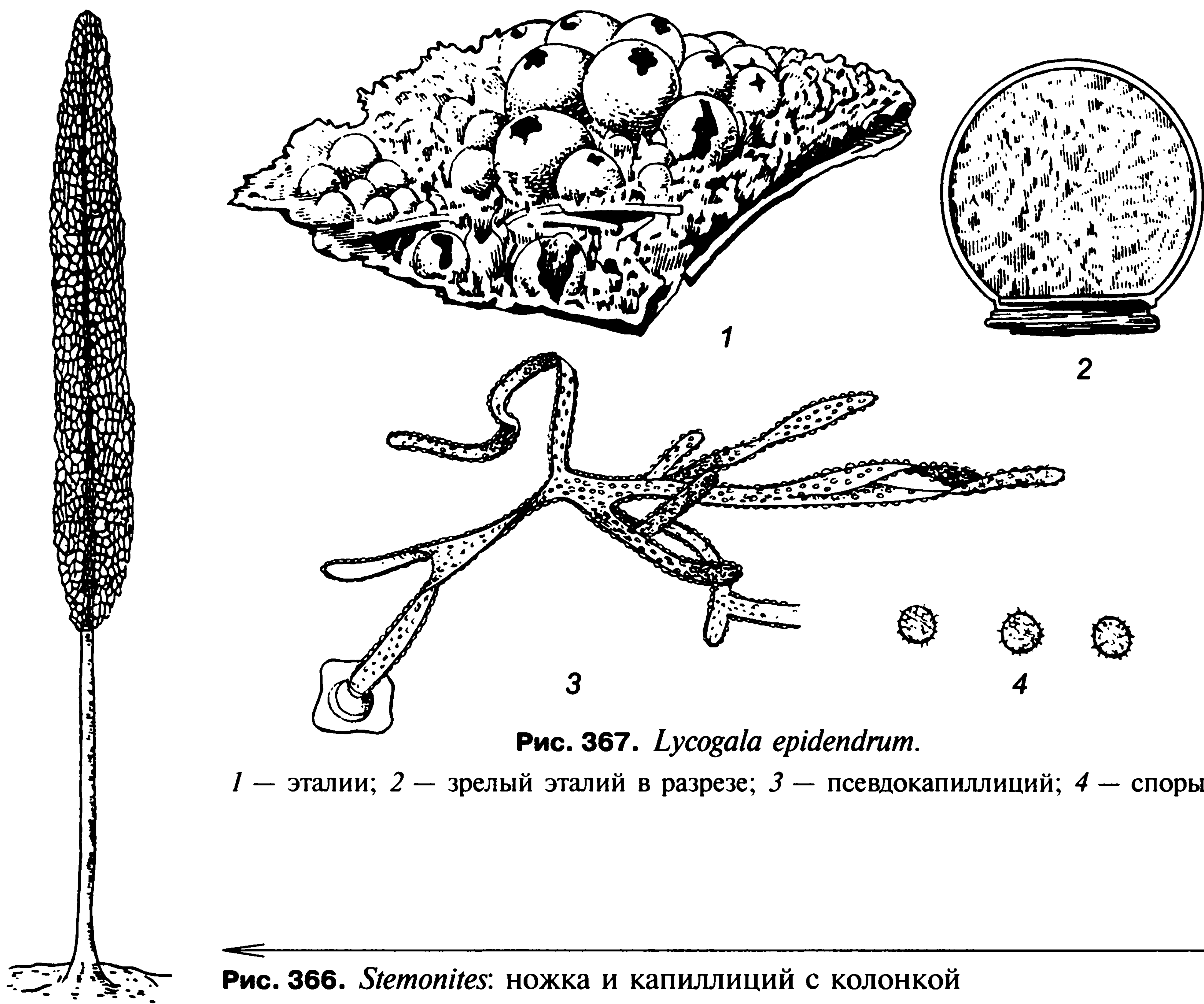



**Рис. 367.** *Lycogala epidendrum*.
*1* — эталии; *2* — зрелый эталий в разрезе; *3* — псевдокапиллиций; *4* — споры

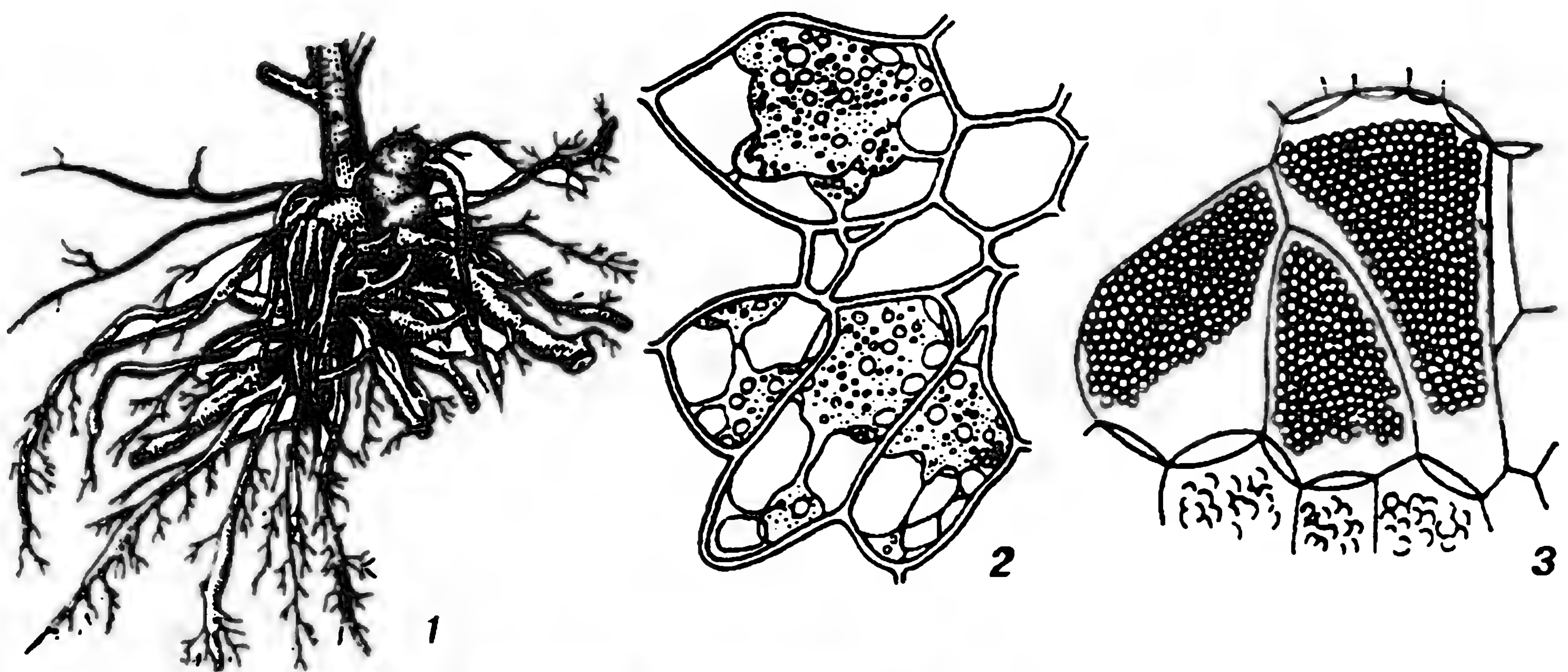
**Рис. 366.** *Stemonites*: ножка и капиллиций с колонкой

# ОТДЕЛ ПЛАЗМОДИОФОРОВЫЕ (PLASMODIOPHOROMYCOTA)

Плазмодиофоровые имеют интрацеллюлярную фаготрофную стадию, т.е. внутриклеточный (паразитический) плазмодий. Отличаются сложным циклом развития, с продолжительными гаплоидной и диплоидной стадиями. Отдел включает один класс плазмодиофоромицетес (Plasmodiophoromycetes).

Внутриклеточные паразиты высших растений. Не образуют спорангиев. Вместилищем спор становятся пораженные клетки растения-хозяина. Цикл развития сходен по типу с развитием миксогастровых, но отличается еще большей сложностью за счет удлинения гаплоидной стадии. Наибольшее значение в практической деятельности человека имеет род плазмодиофора (*Plasmodiophora*) с хорошо изученным видом *P. brassicae*, возбудителем килы крестоцветных. Паразит поражает корни капусты и других крестоцветных, вызывая на них образование больших опухолей. Особенно вреден для рассады в парниках; пораженные растения в дальнейшем не образуют кочанов. При поражении взрослого растения

кочаны недоразвиваются. Опухоли образуются за счет интенсивного деления здоровых клеток, окружающих инфицированные. На срезах через опухоли видны гипертрофированные клетки с желтоватым плазмодием паразита, часто заполняющим всю клетку хозяина, или зернистой массой спор (рис. 368). Корни больного растения развиваются плохо. В результате гниения опухоли споры оказываются в почве, где могут сохраняться в течение многих лет.



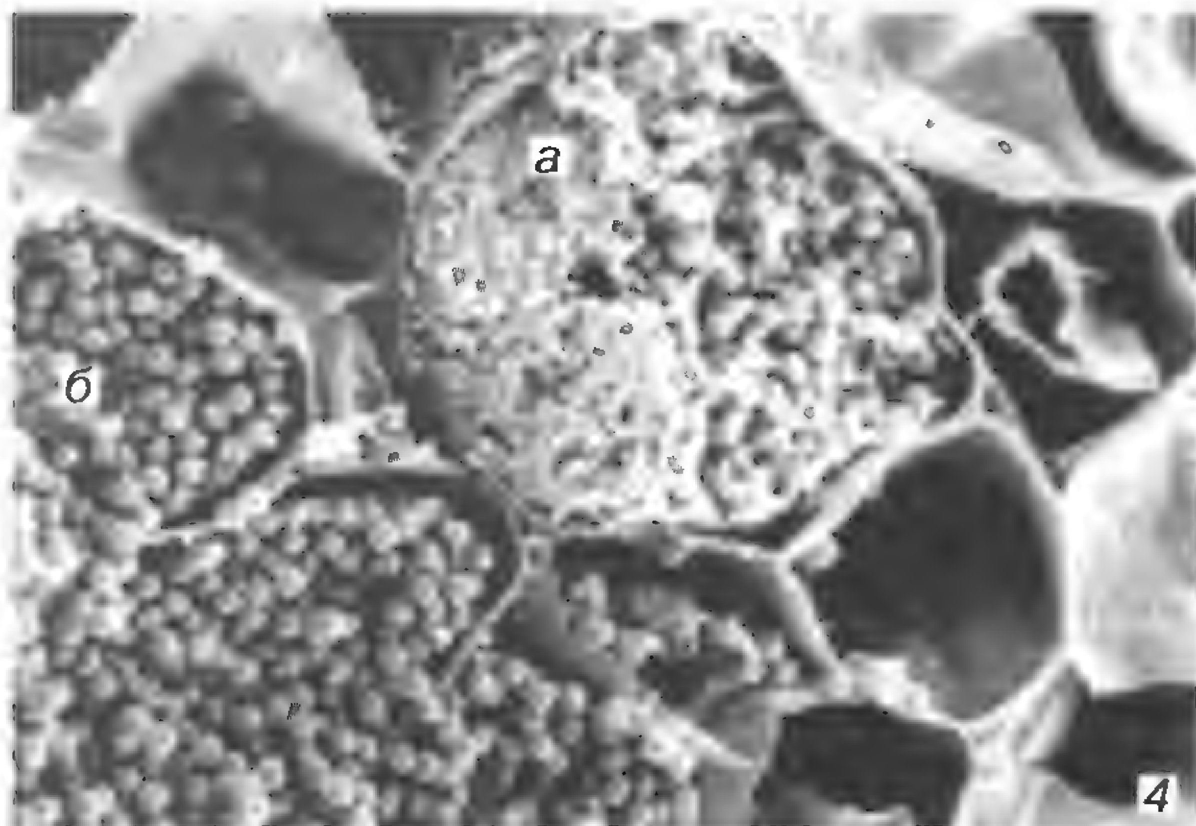




**Рис. 368.** Возбудитель килы крестоцветных *Plasmodiophora brassicae*.

*1* — опухоли на корнях капусты; *2* — клетки растения с плазмодием паразита; *3* — клетки растения со спорами паразита в световом микроскопе; *4* — клетки растения с плазмодием (*а*) и спорами (*б*) в СЭМ

Оказавшиеся в почве споры прорастают, образуя двужгутиковые зооспоры; затем они теряют жгутики и превращаются в гаплоидные миксоамёбы. Такие миксоамёбы живут в почве, откуда проникают в корневой волосок и, разрастаясь, образуют первичный гаплоидный плазмодий. Он не проникает глубоко в ткани

корня и не образует опухолей. Далее он выходит из корневых волосков и формирует гаплоидные зооспоры (которые можно трактовать как гаметы), попарно копулирующие и образующие сначала двухъядерную, а после слияния ядер диплоидную зооспору, которая теряет жгутики и превращается в диплоидную миксоамёбу. Последняя заражает клетки корня и разрастается в нем в диплоидный вторичный плазмодий. После периода вегетативного роста и мейотического деления ядер вторичный плазмодий распадается на гаплоидные споры. Необходимо отметить, что диплоидная стадия приурочена к тканям растения-хозяина и именно диплоидная миксоамёба способна вызывать основное заражение растения-хозяина с образованием опухолей (рис. 369).

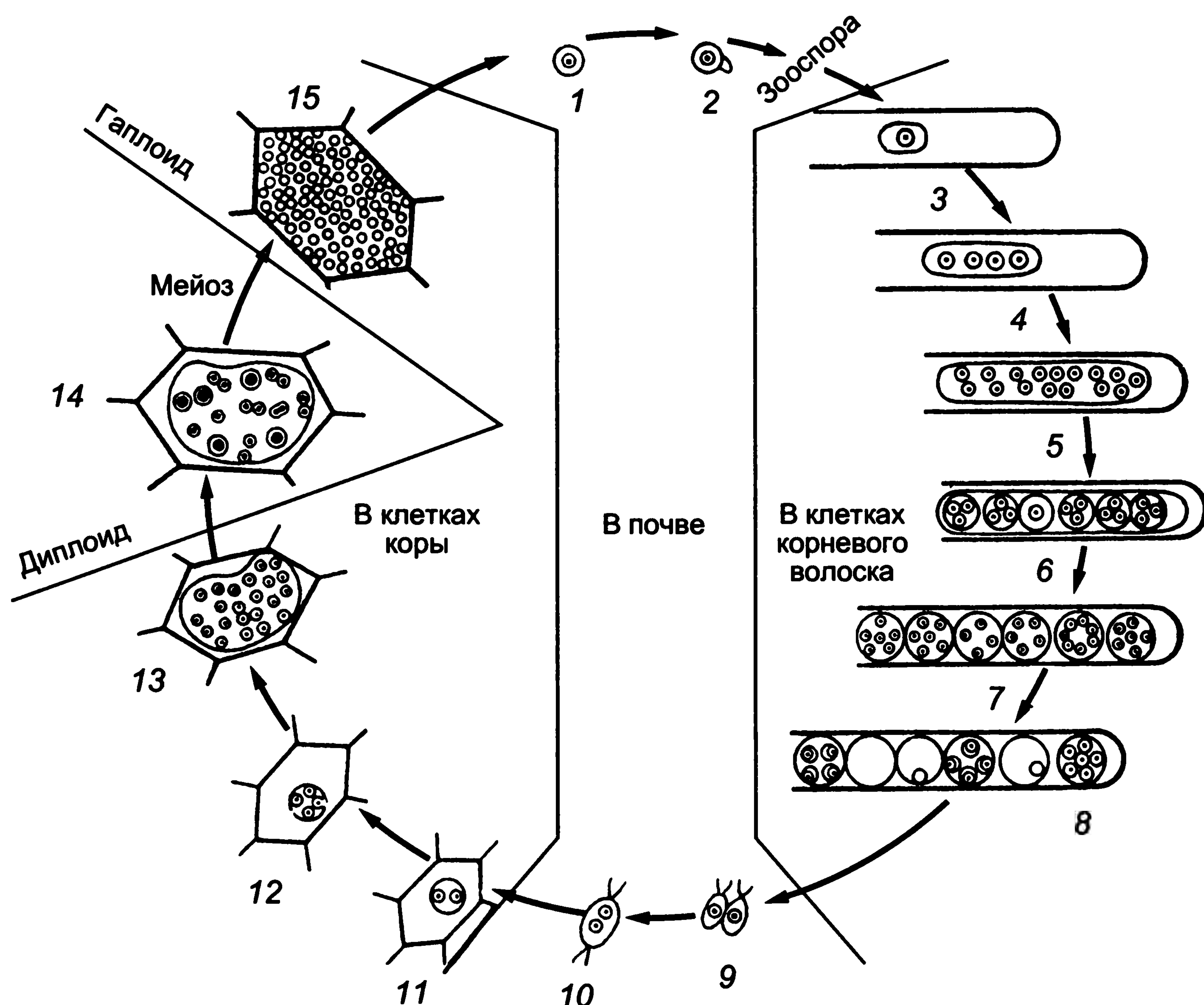



**Рис. 369.** Схема предполагаемого цикла развития килы крестоцветных (по В.В. Мазину и Е.П. Проценко).

*Первичная стадия*: *1* — спора; *2* — прорастание споры; *3* — зараженный корневой волосок, содержащий одноядерный первичный плазмодий; *4* — синхронное митотическое деление ядер первичного плазмодия; *5* — многоядерный первичный плазмодий; *6* — дробление на зооспорангии; *7* — митоз ядер зооспорангиев; *8* — дробление цитоплазмы на одноядерные зооспоры, освобождающиеся через пору; *9* — свободные зооспоры; *10* — плазмогамия. *Вторичная стадия*: *11* — двухъядерный вторичный плазмодий; *12* — митотическое деление ядер плазмодия; *13* — многоядерный вторичный плазмодий; *14* — кариогамия во вторичном плазмодии; *15* — дробление цитоплазмы плазмодия на гаплоидные покоящиеся споры

От описанного цикла развития могут быть некоторые отклонения. В частности, вторичное заражение корня может осуществляться двухъядерной или диплоидной зооспорой, минуя стадию диплоидной миксоамёбы.

Сходный цикл развития имеет спонгоспора *Spongospora solani*, возбудитель порошистой парши картофеля, наносящей серьезный ущерб сельскому хозяйству. Поражаются клубни, на поверхности которых образуются язвочки с коричневатым порошистым содержимым. Споры этого паразита в клетке хозяина склеены в губчатые комочки (рис. 370).

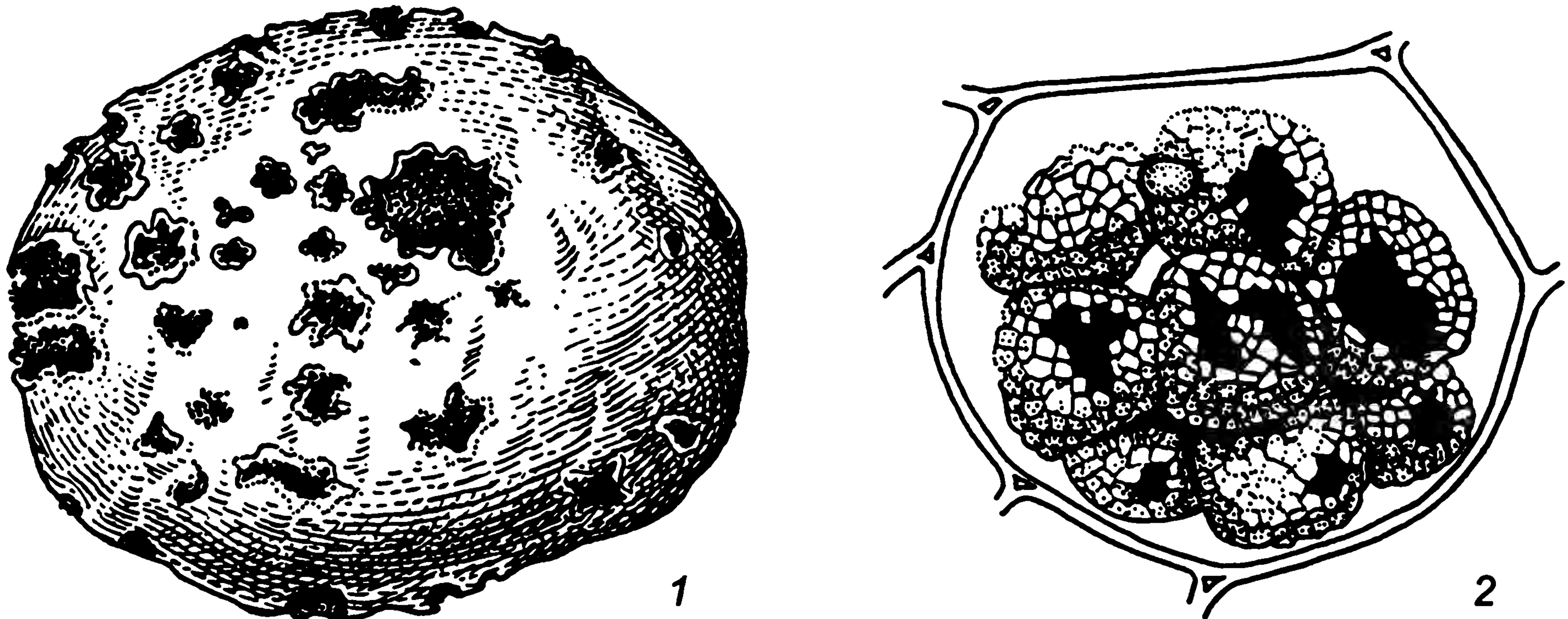



**Рис. 370.** Возбудитель парши картофеля *Spongospora solani*.
*1* — парша на клубнях; *2* — губчатые комочки спор в клетке клубня

Отсутствие дифференцированных спорангиев в цикле развития плазмодиофоровых относят за счет внутриклеточного паразитизма, когда стенки клетки растения-хозяина выполняют функции оболочки спорангия.

# ОТДЕЛ ДИКТИОСТЕЛИЕВЫЕ (DICTYOSTELIOMYCOTA)

Отдел включает миксомицетоподобные организмы, ассимиляционную (трофическую) стадию которых представляют свободноживущие миксоамёбы, размножающиеся продольным делением, а затем перед размножением объединяющиеся в псевдоплазмодий. Образование псевдоплазмодия происходит путем сползания (агрегации) миксоамёб, не теряющих при этом своей обособленности. Этим псевдоплазмодий отличается от настоящего плазмодия. Миксоамёбы в основном с нитевидными выростами — ***псевдоподиями***. Ядра имеют два и более периферических ядрышка. Клеточные стенки спорангиев и спор содержат целлюлозу. По способу существования — почвенные сапротрофы, живущие в богатых органическими веществами субстратах, например в навозе и гниющих растительных остатках. Питаются в основном путем захвата клеток бактерий и органических частиц. Представитель — *Dictyostelium discoideum*, обитающий в навозе (рис. 371).

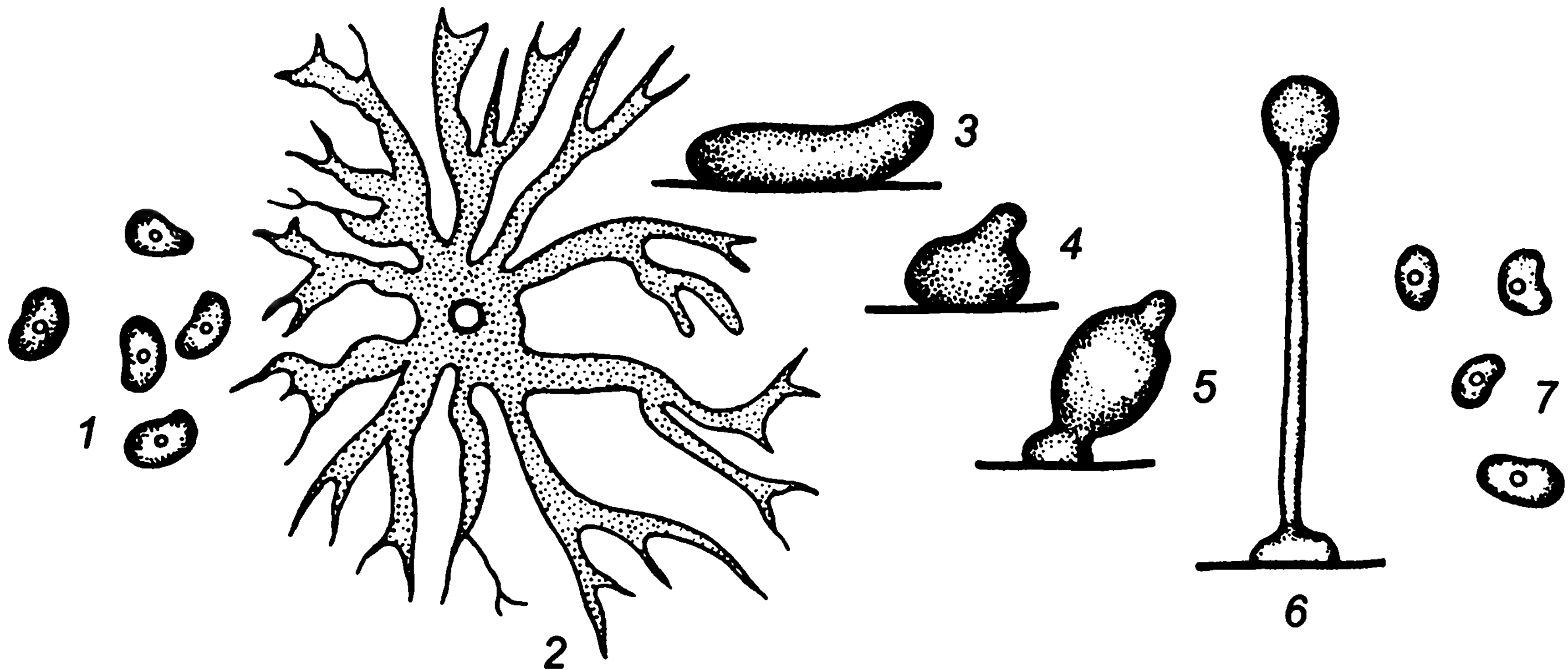



**Рис. 371.** Диктиостелиум дисковидный (*Dictyostelium discoideum*).
*1* — амёбы; *2* — псевдоплазмодий; *3—5* — миграция псевдоплазмодия и формирование спороношения; *6* — спороношение; *7* — амёбы

При исчерпании пищи (голодании) отдельно живущие амёбы сползаются, образуя ***псевдоплазмодий***, — стадия агрегации. Псевдоплазмодий *D. discoideum* движется по направлению к источнику тепла, улавливая перепад температур до 0,0005°С. В нем амёбы, прилегая друг к другу, формируют ножку длиной 3—8 мм, на которой образуется спорангий (***спорокарп***) диаметром 0,2—0,3 мм, одетый целлюлозной оболочкой.

Особенностью морфологии данного вида является то, что задняя по ходу движения часть псевдоплазмодия образует головку спорокарпа, а передняя — ножку, или ***спорофор***. Амёбы в ножке отмирают, и она становится полой. Амёбы внутри спорангия превращаются в покоящиеся споры, также с целлюлозной оболочкой. Из них при наступлении благоприятных условий выходят амёбы. Такой цикл развития проходит за 3—4 дня. Этот вид хорошо развивается на сенном отваре с добавлением кишечной палочки в качестве источника питания, поэтому он представляет хороший объект для экспериментальных исследований (изучение таксисов, ядерные циклы и т.п.).

У некоторых диктиостелиевых выявлено слияние двух гаплоидных миксоамёб со слиянием ядер и последующим мейозом.

Диктиостелиевые, предположительно, происходят от наиболее простых *Myxomycota*. Их сближает присутствие целлюлозы в клеточных стенках спорангиев и спор. Основное отличие — отсутствие жгутиковых стадий.

## ОТДЕЛ АКРАЗИЕВЫЕ (ACRASIOMYCOTA)

Акразиевые — это клеточные слизевики. Трофическая (вегетативная) стадия — свободноживущие почвенные миксоамёбы, объединяющиеся в псевдоплазмодий перед размножением; миксоамёбы имеют лопастные псевдоподии. Ядро с центрально расположенным ядрышком. Два последних признака существенно

отличают их от диктиостелиевых. В цикле развития отсутствует жгутиковая стадия (миксофлагелляты). Целлюлоза не обнаружена. Сапротрофы в почве, на растительных остатках. Отдел включает 30—40 видов.

Представитель — *Acrasia rosea* (рис. 372). Миксоамёбы движутся с помощью ***псевдоподиев***, поглощая одноклеточные организмы и даже амёбы своего вида. Миксоамёбы образуют псевдоплазмодий оранжевого цвета, который достаточно быстро дифференцируется на спороносный орган — ***спорокарп***, состоящий из ножки и головки — ***сорогена***. Сороген расчленяется на доли, каждая из которых дает простую или разветвленную цепочку спор, образовавшихся вследствие округления отдельных амёб и формирования ими клеточной стенки. Амёбы в ножке не отмирают в отличие от диктиостелиевых, а также превращаются в споры.

***Цикл развития акразии розовой***:

миксоамёба → инцистирование → новое прорастание в миксоамёбу → размножение делением → агрегация миксоамёб в псевдоплазмодий → формирование спорокарпа (из ножки и сорогена) → ветвление сорогена → образование цепочек спор → спора → прорастание в миксоамёбу.

Акразиевые гипотетически рассматриваются как филогенетическая ветвь свободноживущих почвенных амёб. Основанием для этого служит отсутствие у них жгутиковой стадии и целлюлозы в цикле развития.

Происхождение группы миксомицетов в целом связывают или со свободноживущими почвенными амёбами, или с амёбоидными жгутиковыми (флагеллятами).

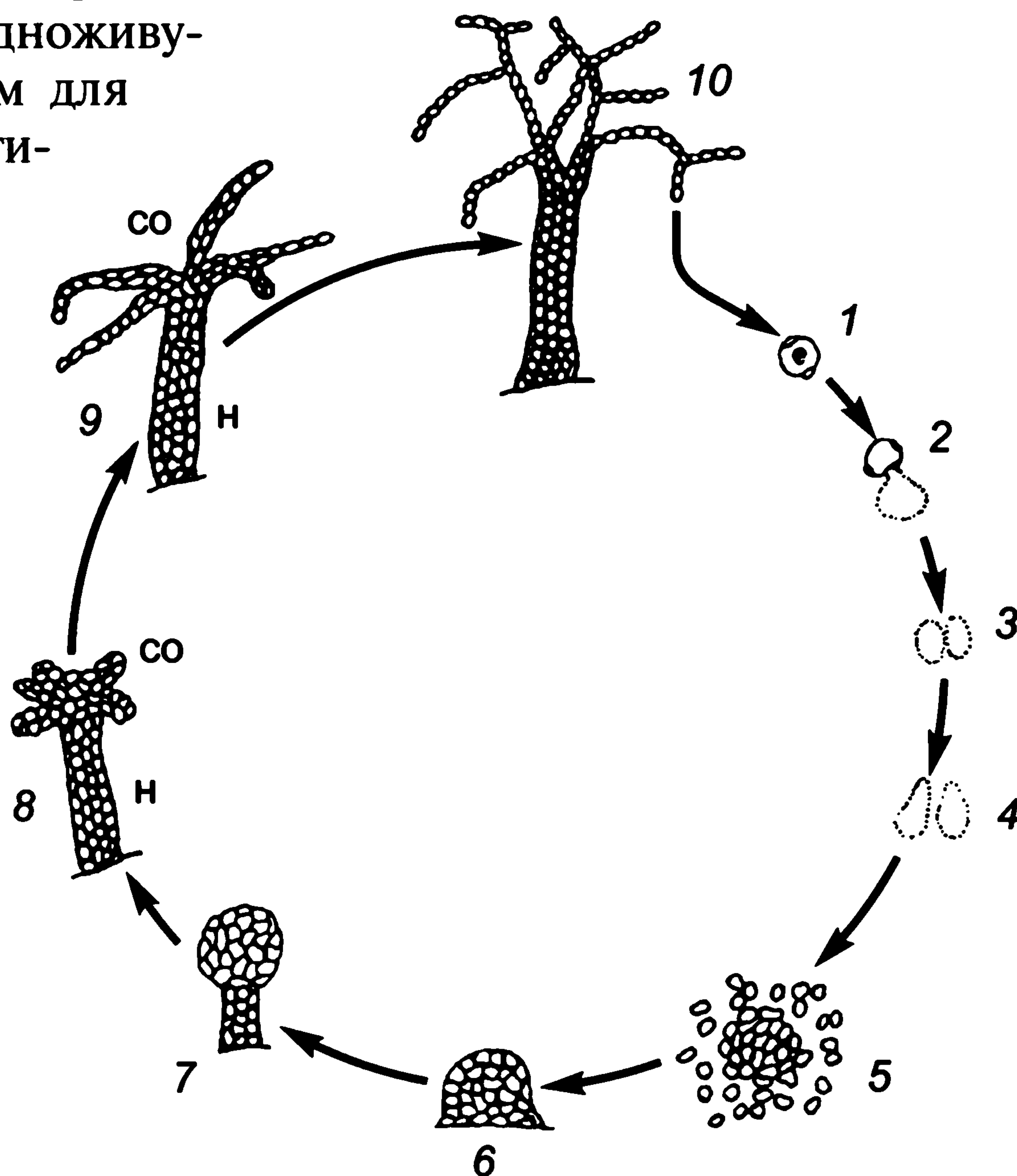



**Рис. 372.** Акразия розовая (*Acrasia rosea*).

*1—4* — прорастание споры миксамёбой, инцистирование ее и новое прорастание; *5* — агрегация миксоамёб; *6—8* — образование сорокарпа с дифференцировкой на ножку (н) и сороген (со); *9* — разветвление сорогена, формирование из миксоамёб цепочек спор; *10* — зрелый сорокарп

# ПРИЛОЖЕНИЯ

## 1. НАУЧНЫЕ НАИМЕНОВАНИЯ ОРГАНИЗМОВ И МЕЖДУНАРОДНЫЙ КОДЕКС БОТАНИЧЕСКОЙ НОМЕНКЛАТУРЫ

### Основные правила научного наименования организмов

Земля населена огромным множеством организмов разнообразных видов. Они тесно взаимодействуют между собой и с компонентами неживой природы, составляя и поддерживая биосферу планеты.

Уже в первобытном обществе возникла необходимость узнавать растения и животных, заранее, без риска для собственной жизни, знать, какие растения съедобные, ядовитые, лекарственные и т.д. Постепенно было установлено, что живые организмы обладают постоянными признаками, по которым их можно распределить в отдельные, хорошо различающиеся группы. Возможность группирования организмов по внешнему сходству основана на том, что группы живых организмов в той или иной степени связаны между собой эволюционным родством. Совершенствование процессов узнавания и группирования организмов постепенно превратилось в научное исследование, давшее начало отрасли биологии — систематике. Задача систематики — создание таких систем классификации, которые наилучшим образом отражали бы степень общего сходства организмов. Такие системы используются в биологии для накопления, отыскания и передачи информации, а также для надежных прогнозов и обобщений.

Классификационные системы основаны на самом широком изучении изменчивости организмов и стремлении установить группы, члены которых обладают наибольшим общим числом признаков. Это становится возможным благодаря их родственным, филогенетическим связям, эволюционному родству. Именно это позволяет устанавливать четкие систематические группировки, основанные на связях общих признаков.

Систематика состоит из двух частей — классификации и номенклатуры. Под классификацией понимается процесс установления и характеристики таксономических групп (таксонов), а номенклатура — это распределение названий для установленных таксонов. Таким образом, систематики вначале выполняют классификационную работу, а затем присваивают названия выделенным таксонам. Назначение названий — служить средством общения.

Таксоны расположены в ряд соподчиненных групп, т.е. таксонов разного таксономического ранга, составляющих так называемую иерархическую систему. Традиционно в ботанической систематике приняты 24 уровня — от царства (Régnum) до подформы (Subfórma) включительно. Число иерархических уровней установлено произвольно, на основе практического опыта.

Названия организмов по существу представляют условный код (шифр), позволяющий ссылаться на конкретный таксон без необходимости постоянного использования обширных описательных фраз, как это было в долиннеевский период. Например: *Scutellínia scutelláta* называлась Pezíza lútea margínibus pilósis (*Пезиза желтая с волосистым краем*), в отличие от *Cyathícula cyathoídea* — Pezíza lútea margínibus laévis (*Пезиза желтая с гладким краем*). Подобные наименования представляли собой по существу краткие морфологические описания (диагнозы) видов. Их использование усложняет общение и обмен информацией.

Основной принцип номенклатуры и основной критерий эффективности любой системы номенклатуры — однозначность наименований, применяемых для одного и того же таксона. Названия, каким бы образом они ни сообщались (в письменной или устной форме), должны сразу и однозначно ассоциироваться с теми же представлениями, которые в них вкладывает тот, кто их сообщает.

Часть организмов, главным образом используемых человеком в своей жизни или имеющих крупные размеры, имеют народные названия, носящие обобщающий характер. Они обычно соответствуют уровню рода или группы видов, различаемых неспециалистом. Например, морская капуста (бурые водоросли *Laminária sacchárina*, *L. digitáta*), олений мох, или ягель (комплекс видов лишайников — *Cladónia rangiferína*, *C. mítis*, *C. sylvática*), исландский мох (*Cetrária islándica*), названия деревьев (береза, ель, липа, дуб, сосна), кустарников (орешник, бересклет, крушина), некоторых травянистых растений (клевер, осот, пырей, кислица, копытень, овес, пшеница), крупных животных (корова, лось, олень, орел, кит, тигр) и т.д. Но при этом одни и те же организмы могут одновременно иметь разные наименования (орешник и лещина, медуница и легочница). Одни и те же организмы имеют разные бытовые (народные) названия в разных странах и даже в разных регионах одной страны, или же под одним наименованием могут подразумеваться разные организмы. По этой причине эти названия, в соответствии с основным принципом номенклатуры, не пригодны для использования в биологической номенклатуре и научного общения. Кроме того, существуют разные языки, алфавиты, многозначность наименований, различные местные наименования одного и того же организма. Наконец, огромное число организмов не имеют собственных общеупотребительных названий. Так, например, все неизвестные макромицеты обычно называют поганками. Для огромного числа микромицетов наименований вообще не существует, и они известны под сборным наименованием — плесени. Основная масса населения не имеет также представления о существовании огромной группы микроводорослей, и соответственно они также не имеют бытовых наименований.

В 1753 г. великий шведский ботаник Карл Линней (1707—1778) опубликовал свой классический труд «Spécies Plantárum», в котором он в качестве средства научного общения специалистов-биологов выбрал латинский язык и предложил бинарную систему номенклатуры организмов. С тех пор мы пользуемся научными наименованиями видов растений, грибов, животных, состоящими из двух слов (бинома) и включающих название рода и видового эпитета — уникального для каждого вида. Поэтому каждому биологу в мире понятны и имеют однозначный смысл такие наименования, как *Solánum tuberósum* (картофель), *Pícea ábies* (ель), *Pópulus trémula* (осина), *Bolétus edúlis* (белый гриб, боровик), *Agáricus bísporus*, *Phytóphthora inféstans*, *Fusárium avenáceum*, *Aspergíllus nídulans*, *Chlorélla ellipsoídea*, *Eugléna víride*, *Hydrodíctyon reticulátum* и т.д.

Установление единых принципов и правил биологической номенклатуры, образование и применение научных названий растений, включая грибы, животных и бактерии, регламентируется Международным кодексом ботанической номенклатуры (МКБН), Международным кодексом зоологической номенклатуры и Международным кодексом номенклатуры бактерий. Впервые МКБН был принят на I Международном ботаническом конгрессе в Париже в 1867 г., на котором швейцарский ботаник Альфонс де Кандолль представил на обсуждение 68 разработанных им правил ботанической номенклатуры.

Современный кодекс представляет собой свод 6 пронумерованных принципов, 62 статей (правил), сопровождаемых советами (рекомендациями). Принцип V МКБН гласит: «Научные названия таксономических групп рассматриваются как латинские независимо от их происхождения».

Условия правил кодекса обязательны, их следует использовать во всех случаях, когда наименования присваиваются или используются. Советы указывают оптимальные пути решения возникающих вопросов. Текст кодекса написан строгим юридическим языком и является юридическим документом. Юридической силы, как, например, гражданские и прочие кодексы, МКБН не имеет, однако несоблюдение правил МКБН при присвоении наименований дает полное право другим систематикам игнорировать их.

Для соблюдения принципа однозначности и универсальности номенклатуры научные названия пишутся буквами латинского алфавита и подчиняются правилам латинского биологического языка.

Названия таксонов в ранге выше рода представлены одним словом, т.е. они униноминальны. Это имена существительные множественного числа (мн. ч.) или прилагательные, используемые во мн. ч. и написанные с заглавной буквы. Названия таксонов рангом выше рода имеют стандартизированные окончания, по которым можно определить ранг таксона.

**Стандартизированные окончания таксонов по МКБН**

| Ранг таксона | Растения | Грибы |
|---|---|---|
| Отдел | -phyta | -mycóta |
| Подотдел | -phytína | -mycotína |
| Класс | -phýceae | -mycétes |
| Подкласс | -phycídae | -mycetídae |
| Порядок | -áles | -áles |
| Подпорядок | -íneae | -íneae |
| Семейство | -áceae | -áceae |
| Подсемейство | -oídeae | -oídeae |
| Колено (триба) | -eae | -eae |
| Подколено (подтриба) | -ínae | -ínae |

Название рода (génus) также униноминально. Это существительные мужского, женского и среднего рода единственного числа (ед. ч.), написанные с заглавной буквы.

МКБН принимает несколько категорий таксонов, имеющих ранг между родом и видом — подрод (subgénus), секция (séctio), подсекция (subséctio), ряд (séries), подряд (subséries). Названия таких таксонов уже не являются униноминальными. Они представляют комбинацию наименования рода, к которому относится таксон, и другого слова, обозначающего сам таксон, а между ними вставляется слово, указывающее на ранг субродового таксона. Например: Penicíllium sect. Monoverticilláta, Hymenagáricus subgen. Xanthodérma.

Названия видов (spécies) биноминальные (бинарные), т.е. образованы двумя словами. Они включают наименование рода, к которому они относятся, и вторoго слова, или видового эпитета, обозначающего конкретный вид (*Gónium pectorále, Scenedésmus quadicáuda, Laminária saccharína, Nóstoc coerúleunr, Múcor hiemális, Néctria cinnabárina, Bolétus edúlis, Rússula délica, Aspergíllus flávus*).

В качестве видового эпитета может быть использовано прилагательное в родительном падеже, причастие в роли прилагательного, имя существительное в виде приложения к родовому наименованию, и род видового эпитета должен соответствовать грамматическому роду родового таксона, к которому он принадлежит. Видовой эпитет, взятый

отдельно, не имеет статуса в номенклатуре и не может быть использован для обозначения какого-либо организма. МКБН разрешает после первого упоминания полного названия вида при последующих его цитированиях сокращать наименование рода до первой буквы, если это не влечет за собой каких-либо неясностей и сомнений, неизбежно возникающих в случае видов (особенно с одинаковыми эпитетами) разных родов, начинающихся с одинаковой буквы. Например: *Cosmoástrum enonthekiénse* (Groenbl.) Pal.-Mont. и *Cosmárium enonthekiénse* Groenbl.; *Clostérium angusjtátum* Kutz. и *Cosmárium angustátum* (Wittr.) Nordst.; *Plasmopára alpína* (Johans) Blytt и *Peronóspora alpína* Johans.

МКБН признает несколько таксономических рангов ниже вида — подвид (subspécies), разновидность (varietas), специальная форма (fórma speciális) и подформа (subfórma). Например: *Cosmárium pulchérrimum* var. boreále, *Synédra rúmpens* var. fragillarioídes, *Múcor racemósus* var. brúnneus, *Albotrícha orientális* var. sacchalinénsis, *Fusárium aquedúctum* var. médium, *Pinnulária gíbba* f. sp. interrúpta, *Fusárium oxýsporum* f. sp. lycopérsici. Субвидовые наименования всегда триноминальные, и МКБН не допускает использования бинарных наименований для таксонов по рангу ниже вида. Самостоятельное использование только субвидового, как и видового, эпитета неправомочно и не имеет таксономического смысла.

Название таксона указывает на его ранг, а иногда и на систематическое положение, поэтому изменение ранга или систематического положения таксона обязательно влечет за собой изменение наименования. Следовательно, научные наименования (подобно общеупотребительным), строго говоря, не являются недвусмысленными. Многим таксонам в разное время было дано несколько наименований. Такая нестабильность ботанической номенклатуры представляет недостаток, вытекающий из особенностей, присущих классификации живых организмов, и постоянного изменения по объективным причинам системы классификации, а также вследствие недостатка информации.

МКБН регламентирует процесс присвоения и использования наименований и пытается обеспечить таксон любого ранга только одним наименованием, под которым оно должно быть известно. Кодекс содержит ряд положений и правил, которым необходимо следовать при установлении и использовании наименований таксонов. Эти положения основаны на так называемых действующих принципах, таких, как обнародование, типификация и приоритет. Эти принципы называют также номенклатурными фильтрами, регулирующими присвоение и использование наименований таксонов.

Законное и правильное по форме наименование может приобрести любой статус при соблюдении двух условий: наименование должно быть обнародовано (опубликовано) таким способом и должно сопровождаться описанием, которое удовлетворяет требованиям кодекса. Наименование таксона должно быть опубликовано в печатных, доступных и длительного пользования работах. К ним относятся статьи в специальных научных журналах, монографиях. С 2000 г. Сент-Луисский кодекс разрешил обнародование и распространение наименований новых таксонов на лазерных компакт-дисках.

Публикация должна содержать исчерпывающую информацию, т.е. описание таксона либо ссылку на ранее обнародованное описание. В некоторых случаях можно сослаться на изображение, представляющее существенные детали строения организма. Описание таксона должно быть сделано как на современном, так и латинском языке, сопровождаться изображением (рисунки, фотографии) важнейших признаков таксона. Кроме собственно описания (диагноза) публикация нового таксона должна сопровождаться дополнительными данными, содержащими дату, место сбора образца. Если номенклатурным типом таксона является экземпляр, то необходимо указывать место его хранения (гербарий учреждения или личный). Автор должен указать также сходные и отличительные признаки в сравнении с близкими таксонами, т.е. представить его родство (affínitas) с близкими таксонами и экологические особенности. Диагноз вместе с дополнительными сведениями называют протологом (protólogus).

Элемент (образец), на основе которого составлено описание таксона, называется номенклатурным типом — это чисто номенклатурное понятие. Он не является типичным образцом в ряду изменчивости. Согласно МКБН, типом названия семейства является род, рода и секции — вид, а вида — конкретный экземпляр.

Один организм, как было отмечено выше, по вполне объективным причинам (одновременное описание разными авторами одного и того же вида, недостаток информации) может иметь 2 и более научных наименования. В этом случае необходимо решить, под каким из наименований он должен быть известен. Определение такого наименования определяется принципом приоритета, при этом предпочтение отдается более старшему (по дате описания) пригодному таксону, действительно обнародованному в соответствии с требованиями МКБН.

Действие принципа приоритета ограничено определенными пределами. Он не распространяется на таксоны рангом выше семейства. Кроме того, определение приоритетного наименования связано с установлением так называемых «исходных дат», детально рассмотренных в МКБН. Они были назначены в 1910 г. на Брюссельском международном ботаническом конгрессе. Исходными датами называются крупные обобщающие монографические публикации по отдельным группам организмов, до которых ни одно из ранее опубликованных названий не было признано пригодным. Для растений исходной датой является классическая ботаническая работа К. Линнея «Spécies Plantárum», вышедшая 1 мая 1753 г. Разные группы грибов имели разные исходные даты: для порядков Urednáles, Ustilaginales и группы Gassteromycétes — 31 декабря 1801 г. (Persoon, Synópsis Methódica Fungórum), для остальных грибов (Fúngi céteri) — 1 января 1821 г., когда появился том 1 Systéma Mycológicum (E. Fries); для ископаемых грибов — работа Штернберга (Steinberg), вышедшая в 1820 г. в публикации Flóra der Vorweldt. С 1981 г. Сиднейский международный ботанический конгресс изменил исходные даты для грибов (включая слизевики и лишайникообразующие грибы), назначив для них единую дату 1 мая 1753 г., когда вышла в свет работа К. Линнея «Spécies Plantárum». Однако за работами Персона и Фриза сохранено санкционирующее значение, и наименования, включенные в эти работы, обладают приоритетом.

Названия грибов, включенные в эти крупные сводки грибов, являются приоритетными при сопоставлении синонимов, а сами работы считаются санкционирующими в области номенклатуры.

Особая ситуация складывается у сумчатых и некоторых базидиальных грибов, в жизненном цикле которых существуют две стадии – половая, или совершенная (телеоморфа), и бесполая, или несовершенная (анаморфа). Проблема наименований у этих грибов специально регулируется правилами, изложенными в статье 59 МКБН.

Правильным наименованием для голоморфы (т.е. вида во всех его морфах) является наиболее раннее законное наименование, типифицированное элементом (образцом), представляющим телеоморфу. Описание и протолог должны включать описание голоморфы. Если такое описание отсутствует, то название будет относиться только к формальному таксону, т.е. только к анаморфе. На приоритет названий голоморф не влияет более раннее обнародование названий анаморф, соответствующих данной голоморфе. Эти положения не препятствуют обнародованию и использованию бинарных наименований для формальных таксонов (анаморф), когда необходимо использовать только наименование анаморфы. Это означает, что наименование анаморфы нельзя использовать для обозначения голоморфы.

Существует несколько типов действительно обнародованных наименований, но тем не менее не принимаемых во внимание при определении приоритета. К ним относятся: а) названия родовой группы с окончаниями на -ites, ithes, -ythes, которые даются только ископаемым животным; б) названия, типами которых служат несовершенные стадии грибов, конкурирующие с наименованиями типов, представленных совершенными стадиями.

МКБН рассматривает такие наименования как незаконные; в) младшие **омóнимы** (omónymum) — наименования, одинаковые по написанию, но основанные на разных типах; г) **тавтóнимы** (tautónymum) – наименования видов, в которых видовой эпитет полностью повторяет наименование рода (тавтонимы рассматриваются как законные кодексом зоологической номенклатуры); д) **синóнимы** (synónymum) — существование двух или более наименований для одного таксона. Согласно принципу приоритета, такой таксон должен быть известным только под одним наименованием (более ранним или старшим по дате обнародования). Остальные наименования рассматриваются как его синонимы. Существует два типа синонимов: 1) обозначаемые ≡*syn*. — номенклатурные синонимы, основанные на одном и том же номенклатурном типе (образце); их синонимия абсолютная — это облигатные синонимы; 2) =*syn*. — таксономические синонимы, основанные на разных типах (образцах). Они остаются синонимами до тех пор, пока соответствующие им номенклатурные типы считаются принадлежащими к одному таксону.

Для обеспечения стабильности и целостности номенклатуры МКБН предусматривает исключения из правил, позволяющие избежать неблагоприятных изменений, возможных при строгом соблюдении правил и особо рассмотренных в МКБН.

## Цитирование авторов научных наименований и библиографические ссылки

Статья 46 МКБН гласит: «...для указания наименования таксона — точного и более полного и для легкой проверки приведенных сведений, необходимо цитировать фамилии авторов, которые законно опубликовали рассматриваемое наименование». Поэтому за научными названиями организмов в таксономических и флористических публикациях следуют одно, два или несколько имен личных, записанных полностью или в сокращенном виде. Личные имена — это фамилии авторов, действительно впервые обнародовавших наименование таксона, который может иметь различный таксономический ранг. Фамилия(ии) автора(ов) не входит в состав научного наименования, а представляет библиографическую справку, увеличивающую номенклатурную точность (*Puccínia gráminis* Pers., *Aspergíllus répens* de Bary, *Múcor mucédo* Fr.). Фамилия автора оказывает существенную помощь в различении омонимов. Например, наименование рода *Gloeophýllum* Korschik., 1953 является поздним омонимом *Gloeophýllum* P. Karst., 1882. Согласно МКБН, одно наименование для разных организмов существовать не может. Таксон Карстена как обладающий приоритетом (был обнародован ранее), считается законным, тогда как наименование таксона Коршикова для рода протококковых водорослей должно быть заменено, поскольку является младшим омонимом. Более того, первое наименование использовано для обозначения рода афиллофорового гриба, тогда как второе — для протококковых водорослей.

Авторские ссылки могут включать две и более фамилии, соединенные разными латинскими связующими словами — **et**, **in**, **ex** и некоторыми другими. Союз **et** (и) применяется при описании одного таксона двумя авторами — *Penicillium parvum* Raper et Fennell, *Sphaerothéca mórs-úvae* (Schweinitz) Berk. et Curtis, *Erysíphe convólvuli* DC et St.-Amans, *Aspergíllus níger* Raper et Thorn. Предлог **in** используется в том случае, если автор действительно опубликовал наименование таксона в работе другого автора. Например: *Phiálea subhyálina* Rehm in Rabenh., *Fusárium semitéctum* Berk. et Rav. in Berk. Предлог **ex** (из) употребляется, когда второй автор только предложил наименование (запись, оставшаяся на гербарном конверте, в рукописи), но не опубликовал его в соответствии с требованиями кодекса, тогда как первый автор действительно его обнародовал, использовав наименование, предложенное предшествующим автором (*Spathulária* Pers. ex Wallr., *Píthya suécica* de Bary ex Fuckel, *Lepióta grácilis* Kuhn. ex Horak, *Puccínia stipína* Tranzsch. ex Kleb.).

Следует иметь в виду, что в связи с изменениями исходных дат, принятыми XIII Международным ботаническим конгрессом, для наименований таксонов, санкционированных Ц. Персоном и Е. Фризом (*Persoon C.H.* Synópsis Methódica Fungórum, 1801; *Fries E.* Systéma Mycológicum, 1821—1832), следует заменять предлог **ex** на двоеточие (:). Например, *Amaníta muscária* (L.: Fr.) Hook., *Bolétus piperátus* Bull.: Fr. Это правило действительно только для таксонов, принятых в вышеотмеченных работах Персона и Фриза; во всех остальных случаях предлог **ex** сохраняется.

Один или несколько авторов могут быть заключены в круглые скобки, например: *Sepultária arenósa* (Fuckel) Rehm.; *Geopýxis carbonária* (Alb. et Schw.) Sacc. Это означает, что автор, помещенный за скобками (в приведенных случаях Rehm и Saccardo соответственно), предложил новую номенклатурную комбинацию, например осуществил перенос таксона, описанного другим автором или авторами, из одного рода в другой или изменил ранг таксона. В этом случае авторы старого наименования цитируются в скобках; прежнее наименование переводится в разряд синонимов. Это увеличивает номенклатурную точность наименования, позволяет проверить номенклатурные изменения наименования таксона, осуществленные ранее.

Правило обязательного цитирования авторов наименования таксона было изменено в 1993 г. Токийским международным ботаническим конгрессом, разрешившим некоторые упрощения в цитировании авторов. Сокращения разрешены только в работах, не носящих строго таксономического характера и имеющих прикладное значение.

В монографических и таксономических публикациях после фамилии автора таксона (или ее сокращенного варианта), отделенной запятой, приведены сведения о месте публикации соответствующего наименования таксона, а также синонимы, под которыми данный таксон был известен. Синонимы перечисляют через разделительную черту или обозначают знаками ≡syn. (для номенклатурных синонимов) и =syn. (для таксономических синонимов). В качестве примера можно привести монографию А.С. Бондарцева «Трутовые грибы европейской части СССР и Северного Кавказа» (1953):

**Fómes fomentárius** (L.: Fr.) Gill., Chamh. Fr., p. 686, pl. 467, 1878; Sacc. Syll. VI, p. 179, 1888. Syn.: *Bolétus fomentárius* L., *Spécies Plantárum*, p. 1176, 1753. — *Polýporus fomentárius* L.: Fr., Syst. Myc. I, p. 374, 1821.

Собственно наименованием таксона является часть, выделенная жирным шрифтом. Фрагмент (L.: Fr.) Gill. является ссылкой на авторов таксона (в приведенном случае это Линней и Фриз). Подчеркнутая часть фразы представляет библиографическую ссылку, указывающую на источник, в котором находится первоописание новой номенклатурной комбинации, предложенной французским микологом Жилле (Gillet) в труде «Champignons français». Описание этого же таксона можно найти у П. Саккардо, о чем свидетельствует фрагмент, следующий после точки с запятой. Помещенные в круглые скобки L.: Fr. означают, что Линней впервые описал этот вид под наименованием *Bolétus fomentárius*, а Фриз перенес его в род *Polýporus*, сохранив видовой эпитет. После сокращения syn. следуют синонимы, под которыми был известен этот таксон. Подобные библиографические ссылки увеличивают номенклатурную точность таксона и позволяют проследить историю его номенклатурных изменений. Фамилии авторов и библиографические ссылки в научное наименование таксона не входят.

Электронную версию полного текста МКБН (1993) можно найти по интернет-сайту: <bgmb.fu-berlin.de/iapt/nomenclature/code/tokyo-e>, а Зоологического кодекса (1997) — <iczn.org/code.htm>. Правила цитирования авторов таксонов помещены по адресу www.ipni.org или www.kew.org.

# 2. ОСНОВЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ЛАТЫНИ

Биологическая латынь представляет собой язык научного общения биологов, и в первую очередь систематиков и таксономистов. Международный кодекс ботанической номенклатуры (МКБН) в качестве одного из основных условий действительного обнародования (опубликования) новых таксонов растений, грибов и лишайников требует обязательного диагноза (описания), составленного на латинском языке, что отражено в принципе V. Другая важная сторона знания правил латинского языка ботаниками отражена в эпиграфе к книге Карла Линнея «Philosóphia botánica, 1751», который гласит: «Nómina si néscis, périit et cognítio rérum» (*Если не знаешь названий, теряется и познание вещей*).

Латинский язык, как и славянские, германские, балтийские, древне- и новогреческий языки, относится к индоевропейской языковой группе. Латинский язык в его народной (разговорной) разновидности, так называемая вульгарная латынь, послужил основой для новых национальных языков, объединяемых под названием романских. К ним относятся итальянский, французский, провансальский, испанский, румынский и молдавский.

Ботаническая латынь происходит от латинского языка римского ученого Плиния Старшего (23—79 гг. н.э.); на латыни написаны труды Карла Линнея «Spécies Plantárum» (1753), Ц. Персона «Systéma mycólogicum fungórum» (1801), Е. Фриза «Synópsis methódica fungórum» (1821—1832), П. Саккардо «Syllóge fungórum...» (1884). Свои труды на латыни писали также И. Ньютон, М.В. Ломоносов, Спиноза.

Латынь вплоть до середины XVIII столетия сохраняла роль языка науки, и даже в 1934 г. чешский миколог Йозеф Веленовски опубликовал свой обширный труд «Monográphia Discomycétum Bohémiae» на латинском языке.

Карл Линней (1707—1778) дал всем растениям латинские наименования или придал им латинизированную форму независимо от происхождения использованных слов. Для Линнея без затруднений были понятны описания растений в «Rariórum Plantárum História» Шарля Л'Эклюза (Charles L'Écluse — Cárolus Clúsius, 1528—1609). У Линнея не было другого выбора. Использовав латынь при написании своих работ «Génera Plantárum» (1737), «Crítica botánica» (1737), «Flora Lappónica» (1737), «Hortus Cliffortiánus» (1738), «Philosóphia botánica» (1751) и «Spécies Plantárum» (1753), Линней сразу же сделал общедоступными для ботаников всего мира разработанные им научные принципы и методы. Это было бы невозможно, если бы свои труды он писал только на шведском языке.

Латинский язык оказал громадное влияние на формирование живых, современных европейских языков. Научная и общественно-политическая лексика, используемая в русском и других европейских языках, изобилует заимствованиями из латинского языка. Достаточно привести широко распространенные в русском языке слова: лекция, студент, профессор, аспирант, аудитория, экзамен, аттестат, институт, факультет, лаборатория, объект, активный, пассивный. Даже, казалось бы, исконно русское слово «редька» восходит к латинскому языку: оно происходит от латинского слова **rádix** — *корень*, заимствованного немцами как Rettisch (редька) и затем перешедшего в русский язык. Знание основ латыни абсолютно необходимо любому грамотному и образованному человеку.

В последние годы (особенно в англоязычных странах, а теперь и в России) отмечается тенденция подчинения современного чтения латинских слов нормам произношения новых языков (главным образом английского), как, например, **Fungi** [fʌŋgai], **fungus** [fʌŋgəs], **species** [spi:ʃi:z]. Однако если в этих словах общего значения такое фонетическое звучание не затрудняет восприятие смысла, то аналогичное произношение научных наименований организмов делает их непонятными или существенно затрудняет понимание содержания фраз при устном общении на международных научных конференциях, симпозиумах, конгрессах, а также при личном общении. В научной латыни это совершенно недопустимо и противоречит основному требованию Международного кодекса ботани-

ческой номенклатуры, а именно соблюдению однозначности и недвусмысленности научных наименований таксонов.

Правила кодекса должны соблюдаться не только в написании и использовании наименований таксонов, но и в их произношении.

## Краткие основы фонетики латинского языка

Современный латинский алфавит, используемый в биологии, включает 25 букв и несколько отличается от алфавита классической эпохи. В то время буквы **V** и **I** означали и гласные (современные **U**, **u**; **I**, **i**), и согласные — **V**, **v**; **J**, **j**. Буква **Y y** использовалась только в греческих заимствованиях и звучала как [*y* = *ü*], т.е. как во французском и немецком языках. Произношение буквы **y** [*y* = *i*] возникло под влиянием русского языка, в котором нет переднего закрытого лабиализированного звука [*ü*]. Буква **Z** также использовалась только в словах, заимствованных из греческого языка, произносилась и сейчас произносится как звук [*з*].

Рано исчезла буква **K**, и ее следы сохранились только в некоторых латинских словах.

Архаическая греческая буква ϙ — *коппа*, обозначавшая также число 90 и занимавшая в алфавите место между π и ρ, превратилась у римлян в **Q q** и в этом виде перешла в современные европейские алфавиты.

Гласные, приведенные в латинском алфавите, называются **монофтонгами** (т.е. одногласными). Их шесть — **a**, **e**, **i**, **o**, **u**, **y**. В латинском языке гласные разделялись по долготе звучания, поэтому монофтонгов было 12, соответственно 6 долгих и 6 кратких. Монофтонги произносятся так же, как и в русском языке.

Кроме монофтонгов в латинском языке существуют, как и во многих других языках, **дифтонги** (т.е. двугласные или сочетания гласных, произносимых как один звук) — **au**, **eu**, **ae**, **oe**, **ei**.

Дифтонг **au** соответствует русскому **-ау-** (как в слове *пауза*). Например: **fáux** — *ущелье*, **saurochórus** — *распространяемый ящерицами*, **daucifórmis** — *морковкообразный*. Однако часто в словах, заимствованных русским языком, он произносится как **-ав-**: **áu**tor (или **áu**ctor) — *автор*, **au**tóspora — *автоспора*, **au**tobiográfia — *автобиография*, **au**tochória — *автохория*, st**áu**ros — *ставрос* (центральное поле у диатомей), **au**togámia — *автогамия*.

Дифтонг **ei** соответствует русскому [*эй*]: cl**ei**stothécium — *клейстотеций*, cl**ei**stógamus — *клейстогамный*, *закрытый* (**flos cleistógamus** — *цветок закрытый*).

Сочетание гласных **eu** в качестве дифтонга чрезвычайно редко и соответствует русскому [*эу*], [*эй*] или [*эв*]: n**éu**ter [*нейтер*] — *ни тот ни другой* (flóres néutri — *цветки бесполые*), D**eu**teromycetes — *дейтеромицеты* (редко транскрибируется как *девтеромицеты*), но: pl**eu**rocystídium [*plevrocistídium*] — *плевроцистида*, **eu**mórphus [*эвморфус*] — *хорошо сформированный*, **eu**cýclus [*эвциклюс*] — *равнокруговой, эвциклический* (flóres eucýclici — *цветки, у которых число частей в каждом круге одинаково*), **eurihálinus** — *эвригалинный*. Значительно чаще эти гласные не составляют дифтонга и каждый образует свой слог: **de-ús-tus** — *обугленный, сожженный*, **pró-te-us** — *переменчивый, непостоянный*, **a-lu-tá-ce-us** — *серно-(кожано-)желтый* (цвет), **ar-bó-re-us** — *древовидный, древесный* (líchenes arbórei — *древесные лишайники*), **tér-re-us** — *земляной, землистый* (*о цвете*).

Двугласные **ae** и **oe** (возникли из более древних **ai** и **oi**) превратились в монофтонги, изображаемые двумя буквами (так называемые *диграфы*), но произносимые как один звук.

Диграф **ae** в русском языке произносится как звук [э]: **ae**quális — *ровный, одинаковый*, epig**áe**us — *на(д)земный*, pr**ae**dóminans — *доминирующий*, pr**áe**sens — *присутствующий, наличный*, h**ae**c (hic) — *эта*, h**ae**matítus — *кроваво-красный*, l**ae**tícolor — *ярко окрашенный*, **ae**stuárium — *эстуарий*, **ae**thálium — *эталий*, amphig**áe**us — *обитающий повсеместно*, D**ae**dálea — *дэдалеа* (наименование рода трутовых грибов).

Диграф **oe** произносится как французское и немецкое [ø:] и приблизительно соответствующее русскому звуку [*ё*], но произносимому более широко и открыто. Транскрибируется в русском языке буквой э или **е**: **Oe**dogónium [*Ødogónium*] — *эдогониум* (род зеленых водорослей), **oe**cológia [*økológia*] — *экология*, **oe**cótypus [*økótipus*] — *экотип*, c**oe**nóbium [*cønóbium*] — *ценобий*, c**oe**nósis [*cønósis*] — *ценоз.*

В тех случаях, когда сочетание **ae** или **oe** требуется читать раздельно, то над **е** ставится знак разделения «¨» (две точки – диэреза): **aër** (*a-er*) — *воздух*, tetr**aë**dricus, tetr**áë**drus — *четырехгранный*, **aë**róbius — *аэробный*, Epichl**óë** — *эпихлое.*

## Количество (долгота) гласного

Как и во многих индоевропейских языках, в латинском, что уже отмечалось выше, различались долгие и краткие гласные. Долгий гласный звук обозначался надстрочным знаком «¯», а краткий «˘». Долгий был вдвое протяжнее краткого. Количество гласного имело смыслоразличительный характер. В настоящее время количество гласных не обозначается и при чтении не воспроизводится.

Следует иметь в виду следующие правила определения количества (долготы) гласного, так как это оказывает влияние на определение ударного слога:

1. В словах, содержащих более одного слога, в закрытом конечном слоге любой долгий гласный сокращается перед любым конечным согласным, кроме **s**. Например, 2-е лицо единственного числа **órnās** — *украшаешь*, но 3-е лицо ед. ч. – **órnăt** — *украшает*. В некоторых словах возможен как долгий, так и краткий гласный перед **s**, как, например: **audīs** — *слушаешь*, **capĭs** — *берешь*; в таких случаях их долгота обозначена в словарях или учебниках.

В односложных словах сокращение происходит только перед **m** и **t**, например: **flĕt** — *плачет* (инфинитив — **flēre**), но: **sōl** — *солнце*, **vēr** — *весна.*

2. Долгий гласный сокращается перед сочетаниями **nt** и **nd**. Обычно сочетания согласных **nd** и **nt** распределяются по смежным слогам, однако сочетание **nt** может быть заключительным элементом конечного слога. Например: **ornāre** — *украшать*, **ór-nănt** — *они украшают*, **or-năn-tur** — *их украшают*, **ad or-năn-dum** — *для украшения.*

3. Гласный, как правило, всегда краток в положении перед гласным или **h**. Например: **mónĕo** — *я убеждаю* (инфинитив *monēre*).

## Произношение согласных букв

Чтение согласных **b, d, k, m, n, p, r, v** соответствует их произношению в русском языке. Произношение других согласных может изменяться в зависимости от положения и под влиянием соседних букв.

В современных языках принято двоякое прочтение буквы **c** [*ts*]. В положении перед **e, i, y** и диграфами **ae, oe** буква **c** читается как звук [*ts*], соответствующий русскому [*ц*]; в остальных случаях, т.е. перед **a, o, u**, перед согласной и в конце слова, произносится как звук [*k*]. Эта особенность произношения буквы сохранилась и в современных европейских языках.

Например: **cáput** [*káput*] (лат.) — *голова*, *столица* и capital (фр., англ.), Kapital (нем.) — *капитальный*; **color** [*kólor*] (лат.) — *цвет* и couleur (фр.), colo(u)r (англ.), Kolor (нем.); **causa** [*káuza*] (лат.) — *причина* и cause (фр. и англ.), kausal (нем.) — *каузальный*; **credo** — *я верю* — crois (фр.), credo, credo, Kredo (англ., фр., нем.) — *кредо.* Однако: **centrum** (лат.) — *центр* и centre (фр. и англ.), Zentrum (нем.); **civis** (лат.) — *гражданин, гражданский, штатский* и civil (англ., фр.), Zivil (нем.); **caelum** (лат.) — *небо* и ciel, celestial (фр.) —

*целестин* (минерал); **decem** (лат.) — *десять* и dix, décimal (фр., англ.), dezimal (нем.) — *десятичный.*

Буква **t** обычно произносится как русский звук [т]. В сочетании **ti** в классическую эпоху **t** всегда произносилось как [*ti*]. Но в IV—V вв. перед гласным **i** оно стало мягким и произносится теперь как [*tsi*] (соответственно как [*ци*] в русском языке): **colléctio** [*коллекцио*] — *коллекция*, **conferéntia** [*конференциа*] — *конференция*, **descríptio** [*дескрипцио*] — *описание*, **abséntia** [*абсенциа*] — *отсутствие*, **polyphylétia** [*полифилециа*] — *полифилетичность*, **pátiens** [*пациенс*] — *устойчивый*, **differéntia** [*дифференциа*] — *различие*, **inítium** [*инициум*] — *начало*, **petioláris** [*пециолярис*] — *черешковый.* Однако в сочетаниях **sti, xti, tti** и в положении перед согласным сочетание **ti** произносится как [*ti*]: **pistillátus** [*пистиллятус*] — *пестичный*, **míxtio** [*микстио*] — *смешение*, **Áttius** [*аттиус*] — *Аттий* (*имя собственное*). Буква **l** произносится мягко, как во французском или немецком.

Буква **h** произносится как английское [*h*] в слове horse. В русском языке этот звук встречается в южных говорах и условно передается как приглушенное [*г*].

Буква **j** произносится как русский звук [й].

Буква **q** используется исключительно в сочетании с **u** в положении перед гласными. Сочетание **qu** произносится как [*kv*]: **áqua** [*аква*] — *вода*, **plerúmque** [*плерумкве*] — *преимущественно*, **quínque** [*квинкве*] — *пять*, **silíqua** [*силиква*] — *стручок*, **squamulósus** [*сквамулёзус*] — *мелкочешуйчатый*, **inaequális** [*инэквалис*] — *неравный.*

Сочетание **ngu** перед гласными произносится как [*ngv*]: **língua** [*лингва*] — *язык*, **linguifórmis** [*лингвиформис*] — *языкообразный*; **sanguíneus** [*сангвинеус*] — *кроваво-красный*; **únguis** [*унгвис*] — *ноготь*, **unguiculáris** [*унгвикулярис*] — *с ноготь, ноготковидный.*

Сочетание **su** перед **a, e** произносится как [*sv*]: **suávis** [*сваеис*] — *приятный, сладкий*, **suavéolens** [*сваеволенс*] — *ароматный, душистый*, **consuétus** [*консветус*] — *привычный.*

В положении между гласными буква **s** произносится как [*z*], т.е. как русское [*з*]: **rosa** [*роза*] — *роза*, **causa** [*кауза*] — *причина*, **isogámia** [*изогамия*] — *изогамия*, **ramósus** [*рамозус*] — *разветвленный.* В остальных положениях (т.е. в начале и конце слова, перед согласным и после), а также сдвоенная буква – **ss**, произносится как [*s*]: **sólum** [*солюм*] — *почва*, **clássis** [*кляссис*] — *класс*, **cuspidátus** [*куспидатус*] — *остроконечный*, **immérsus** [*иммерсус*] — *погруженный*, **persístens** [*персистенс*] — *остающийся, сохраняющийся*, **transparéntis** [*транспарентис*] — *прозрачный.*

В словах, заимствованных из греческого языка, греческие аспираты (т.е. придыхательные согласные) передаются буквосочетаниями с **h**. В латинских словах **h** в сочетаниях **rh, th** полностью утратило свое влияние, и они произносятся как [*r*] и [*t*]: **thállus** [*таллюс*] — *слоевище*, **xánthinus** [*ксантинус*] — *золотисто-желтый*, **rhombifórmis** [*ромбиформис*] — *ромбический*, **rhizína** [*ризина*] — *корневой волосок, ризоид у мхов, ризина у лишайников.* Две другие аспираты — **ch** и **ph** — произносятся как русские щелевые согласные [*х*] и [*ф*]: **trichógyna** [*трихогина*] — *трихогина*, **cochleátus** [*кохлеатус*] — *улитковидный*, **Morchélla** [*морхелла*] — *наименование рода дискомицета Морхелла*, **líchen** [*лихен*] — *лишайник*; **pachyphýllus** [*пахифиллюс*] — *толстолистный*, **phaeósporus** [*фэоспорус*] — *темноспоровый*, **phyllocládium** [*филлокладиум*] — *филлокладий.* Это же произношение перешло в современные западные языки: **chórus** [*хорус*] и Chor (нем.), chorus (англ.), choral (фр.) — *хор*; **phýsica** [*физика*] и Physik (нем.), physics (англ.), physique (фр.) — *физика*; **theátrum** [*театрум*] и Theater (нем.), theatre (англ.), théâtre (фр.) — *театр*; **rhýthmus** [*ритмус*] и Rhythmus (нем.), rhythm (англ.), rythme (фр.) — *ритм.*

Сочетание **sch** произносится как [*сх*]: **schedula** [*схéдула*] — *небольшая этикетка, короткая заметка*, **Schizophýllum** [*схизофиллюм*] — *щелелистник* (наименование базидиомицетного рода), schistaceus [*схистáцеус*], **schola** [*схóля*] — *школа.*

Буква **x** в положении перед согласной в начале и конце слова обычно произносится как [*кс*]: **extrémus** [*экстремус*] — *крайний*, **extráctum** [*экстрактум*], **excípulum** [*эксципулюм*] — *эксципул*, **explanátus** [*эксплянатус*] — *уплощенный*, **símplex** [*симплекс*] — *простой*,

**víx** [*викс*] — *едва*, **axoídeus** [*аксоидеусс*] — *осевой*, **exíguus** [*эксигуус*] — *скудный*, **oxycárpus** [*оксикарпус*] — *остроплодный*. В некоторых случаях перед гласной **x** может звучать как [*кз*] — **exoperídium** [*экзоперидиум*], **exospórium** [*экзоспориум*] — *экзоспорий*.

Букву **z** следует произносить как русский звук [*з*]: **zygogámia** [*зигогамия*], **zygóspora** [*зигоспора*], **Zygomycétes** [*зигомицетес*], **zoológia** [*зоология*], **Pezíza** [*пезиза*]. Последнее наименование часто неправильно произносят как [*petsitsa*], что, вероятно, произошло под влиянием немецкого языка.

Среди согласных звуков имеются так называемые немые (или *смычные*) и *плавные*. В древности смычный звук обозначали термином **múta** (имелась в виду **líttera** — *буква*), а плавный — **líquida**. Сочетание немого (смычного) звука с плавным принято называть **múta cum líquida** (*немая с плавной*). К возможным сочетаниям немой с плавной относятся: **bl, br, cl, cr, dl, dr, gl, gr, pl, pr, tl, tr**. Сочетания этих букв не разделяются при делении слова на слоги, и соответственно в некоторых случаях они могут оказывать влияние на определение ударного слога.

В ***биологической латыни*** наименования таксонов достаточно часто (особенно видовые эпитеты) образуются от имен личных, в которых часто встречаются несвойственные латинскому языку буквосочетания.

Произношение таких слов всегда представляет определенные затруднения. Как их следует произносить — по правилам фонетики латинского языка или языка-оригинала, из которого заимствовано имя (фамилия)?

Существует два мнения относительно правил чтения таких родовых наименований и видовых эпитетов. В одних случаях рекомендуется произносить их так, как это принято в оригинальных современных языках, из которых заимствовано слово, в других — согласно нормам латинского языка. Можно привести следующие примеры с соответствующими принятыми произношениями: **baschkiriénsis** — *башкириензис* (рус.), **biebersteiniána** — *бибершейниана* (нем.), **borbásii** — *борбашии* (венг.), **Boudiéra** — *Будьера* (фр.), **Broomélla** — *Брумелля* (англ.), **chatéri** — *шатери* (фр.), **crec'hguerraultii** — *крекхкерольтии* (фр.), **Dréchslera** — *Дрекслера* (нем.), **eschschóltziae** — *эшшольциэ* (нем.), **gerárdii** — *жерардии* (фр.), **Gledítsia** — *Гледичия* (ит.), **houghtónii** — *хугтонии* (англ.), **Kárschia** — *Каршия* (нем.), **Kirschsteiniélla** — *киршштейниелля* (нем.), **láschii** — *ляшии* (нем.), **loesélii** — *лёзелии* (фр.), **mexicána** — *мехикана* (исп.), **michalétii** — *мишалетии* (фр.), **michélii** — *микеллии* (ит.), **Mougeótia** — *мужоция* (фр.), **Pringshéimia** — *принге хеймия* (нем.), **rehmiána** — *рэмиана* (нем.), **salzmámmii** — *зальцманнии* (нем.), **schkuhriána** — *шкуриана* (рус.), **Sherárdia** — *шерардия* (англ.), **syreistschikovii** — *сырейщиковии* (рус.), **waldstéinii** — *вальдштейнии* (нем.), **wéstwoodi** — *уэствуди* (англ.), **zheguléensis** — *жегулиензис* (рус.), **zingéri** — *цингери* (нем.), **ziziánum** — *цицианум* (рус.).

Некоторые сочетания букв в этих наименованиях в латинском языке просто непроизносимые, как, например, **eschschóltziae**. Кроме того, в латыни нет некоторых звуков, таких, как **ж, ш**, нет букв **z, w**, встречающихся в других современных языках.

Профессор А.К. Скворцов (1976) в подробнейшей рецензии на пособие к латинским наименованиям Г.Н. Горностаева и др. (1974) отмечает, что подобные названия следует произносить так же, как и остальные латинские слова, т.е. по правилам латинской фонетики. Мнение А.К. Скворцова основано на том, что в латинском алфавите нет букв с диакритическими значками, характерными для многих современных европейских языков. В латинизированных словах, производных от слов из таких языков, согласно Кодексу ботанической номенклатуры диакритические значки не используются и, следовательно, их следует произносить, как и остальные латинские слова.

Единственный возможный арбитр в решении этой проблемы — Международный кодекс ботанической номенклатуры. Этот документ требует использования латинского алфавита и правил латинской грамматики в написании латинских наименований, но не

регламентирует правила произношения, а значит, их следовало бы читать с соблюдением правил латинской фонетики. Однако многие буквенные сочетания в латинском произношении очень трудны.

И, как заключает А.К. Скворцов, «произношение латинских названий всегда будет компромиссом между тремя слагаемыми: классическим идеалом, фонетическими особенностями языка, который для говорящего является родным, и традицией» (Скворцов, 1976).

## Слогораздел

Для определения ударного слога необходимо выделить слоги третий и второй от конца слова.

Количество слогов в словах латинского языка, как в любых других языках, соответствует количеству гласных. Дифтонг рассматривается как один звук.

Разделение на слоги проходит:

1) перед одиночным согласным (в том числе перед **qu**), при этом согласная, находящаяся между двумя гласными, относится к следующему слогу: **ró-sa** — *роза*, **á-qua** — *вода*, **áu-rum** — *золото*, **re-mó-tus** —*отдаленный*, **la-ná-tus** — *шерстистый*, **e-lon-gá-tus** — *удлиненный, вытянутый*, **si-lí-cu-la** — *стручочек*, **páu-cus** — *немногочисленный*, **pe-lá-gi-cus** — *пелагический* (*морской*), **zo-o-chó-rus** — *зоохорный*, **zo-o-gá-me-ta** — *зоогамета*, **ve-lu-ti-nó-sus** — *бархатный, бархатистый*;

2) перед сочетанием немой с плавной (múta cum líquida) и перед последним согласным других сочетаний согласных: **pá-tri-a** — *родина*, **sa-gít-ta** — *стрела*, **púnc-tum** — *точка* (púnctum vegetatiónis — *точка роста, конус нарастания*), **dis-ci-plí-na** — *наука, дисциплина*, **a-grí-co-la** — *земледелец*, **pe-ri-plás-ma** — *периплазма*, **lá-cri-mans** — «*слезящийся*», *стекающий каплями*, **hý-bri-dus** — *гибридный*, **ful-crá-ceus** — *опорный*, **ex-pli-cá-tus** — *развернутый, распустившийся*, **ven-trá-lis** — *брюшной*, **a-gró-ty-pus** — *агротип* (*раса культурного растения*), **ag-glo-me-rá-tus** и **ag-glu-ti-ná-tus** — *скученный, сгруппированный*, **co-pró-phi-lus**, **co-pró-ge-nus** — *копрофильный*, **pró-pri-us** — *собственный* (herbárium próprium — *собственный гербарий*), **ex-clú-sus** — *исключенный*;

3) среднеязычный (фрикативный звонкий) звук **j** (*йота*) между гласными при произношении, слогоделении и написании удваивается, распределяясь между двумя слогами: **péjor** (péj-jor) — *худший*, **májor** (máj-jor) — *больший*, **május** (máj-jus) — *майский*, **majúsculus** (maj-jús-cu-lus) — *крупноватый, довольно крупный*;

4) отделяются приставки: ***ab***-breviátus — *укороченный*, ***ac***-cesórius — *придаточный*, ***a***-cotyledóneus — *лишенный семядолей*, ***ád***-venus (***ad***-ventívus) — *пришлый, иноземный, заносный* (plántae adventívae — *адвентивные, заносные, случайные растения*), ***bi***-foliátus — *двулистный*, ***con***-stríctus — *перетянутый, перешнурованный*.

## Правила ударения

Латинский язык принадлежит к числу языков с фиксированным ударением. Место ударения определяется следующими правилами:

1. Ударение никогда не ставится на последнем слоге!
2. Ударение никогда не ставится далее третьего слога от конца слова!
3. В двусложных словах ударение всегда ставится на втором от конца слоге независимо от его долготы: dén-sus — *густой, плотный*, cé-ra — *воск*, frúc-tus — *плод*, fúl-vus — *буро-желтый*, plí-ca — *складка*, vé-lum — *покрывало* (vélum universále — *общее покрывало*), rá-ro — *редко, изредка*, **ál-ga** — *водоросль*.
4. В многосложных словах ударение ставится на предпоследнем слоге, если он долгий, и на третьем от конца слова, если он краткий.

Каким образом определить ударный слог в многосложных словах? Можно предложить несколько практических рекомендаций.

- Если предпоследний слог закрытый (т.е. гласный заключен между двумя согласными предпоследнего слога), содержит дифтонг, диграф или если последний слог начинается с **-x-** или **-z-**, тогда этот слог будет долгим и соответственно ударным. Например: suf-**fúl**-tus — *подпертый*, pe-ni-**cíl**-lus — *кисточка*, per-**féc**-tus — *совершенный, полный, обоеполый*, pe-**rén**-nis — *многолетний*, ex-**cél**-sus — *высокий*, te-mu-**lén**-tus — *хмельной*, Ac-**táé**-a — *воронец*, di-**ói**-cus — *двудомный*, A-**dó**-xa — *адокса*, Gly-cyr-**rhí**-za — *солодка*, po-lyr-**rhí**-zus — *многокорешковый*.
- Очень часто встречаются слова, в которых предпоследний слог открытый (и следовательно, должен быть кратким), но тем не менее он ударный. Например, cor-ni-cu-**lá**-tus — *рожковидный*, lan-ce-o-**lá**-tus — *ланцетовидный*, of-fi-ci-**ná**-lis — *лекарственный*, la-mi-**ná**-ris — *пластинковидный*, de-nu-**dá**-tus — *обнаженный*, bi-se-ri-**á**-tus — *двухрядный*, punc-**tá**-tus — *точечный*, de-**trí**-tus — *детрит, остатки растений*, pas-**tó**-ris — *пастуха* (как *пастуший*), a-vi-cu-**lá**-ris — *птичий*, fru-ti-**có**-sus — *кустарниковый*. Кроме того, анализ слов с уже обозначенными ударениями показывает, что в многосложных словах обычно безударным является открытый предпоследний слог, заканчивающийся на **i, u, y**: con-sí-**mi**-lis — *сходный*, cí-**tri**-nus — *лимонно-желтый*, á-**ri**-dus — *сухой, аридный*, pe-lá-**gi**-cus — *пелагический, морской*, is-lán-**di**-cus — *исландский*, có-**ty**-pus — *котип*, mo-nó-**gy**-nus — *однопестичный*, ín-**ty**-bus — *название цикория Cicórium íntybus* у Plínius Caecílius Secúndus Májor (Плиний Цецилий Второй Старший), hy-**pó**-ny-mym — *гипоним* (общее наименование для названий таксонов, которые по тем или иным причинам недействительны или непригодны для определения; к ним относятся: nómina núda, nómina dúbia и др. — см. в части, касающейся номенклатуры); cán-di-dus — *белоснежный*, nó-bi-lis — *благородный*, Frá-**xi**-nus — *ясени*, po-ly-dác-**ty**-lus — *многопальчатый*, xe-**ró**-phy-ton — *ксерофит*, Con-vó-lv**u**-lus — вьюнок, Foe-ní-**cu**-lum — *фенхель*, Cam-pá-**nu**-la — *колокольчик*, Í-**nu**-la — *девясил*, Ra-nún-**cu**-lus — *лютик*.
- Однако это не абсолютное правило, так как многочисленны и другие варианты, когда **i, u, y** предпоследнего слога ставятся под ударение: Ci-**cú**-ta — *вех*, Le-o-**nú**-rus — *пустырник*, com-**mú**-nis — *обыкновенный, общий*, ta-ba-**cí**-nus — *табачный*, al-**pí**-nus — *высокогорный, альпийский*, ca-**ní**-nus — *собачий*, e-**bú**-lis — *безлуковичный*, но éb**u**-lus — *бузина яловая Sambúcus ébulus* у Plínius Caecílius Secúndus (Májor), Ur-**tí**-ca — *крапива*. Предпоследний слог в словах, содержащих muta cum liquida, обычно ударный: Bo-**trý**-tis — *ботритис*, de-**trí**-tus — *детрит*.
- Если же предпоследний слог заканчивается на дифтонг (например, **ae**), то ударение всегда сохраняется на предпоследнем слоге, даже если он открытый.
- Если предпоследний слог оканчивается на гласную, а последний слог начинается с **h** или гласной, т.е. на стыке предпоследнего и последнего слога встречаются 2 гласные, тогда предпоследний, открытый слог будет кратким и ударение следует ставить на третьем слоге от конца слова: a-re-ná-**ri**-**us** — *песчаный*, tri-a-ché-**ni**-**um** — *трехсемянка*, e-lá-**ti**-**or** — *более высокий*, pí-**ce**-**us** — *смоляно-черный*, ci-né-**re**-**us** — *пепельно-серый*, stra-mí-**ne**-**us** — *соломенно-желтый*, fo-li-á-**ce**-**us** — *листовой*.

Этому правилу не подчиняется произношение некоторых наименований, главным образом греческого происхождения: Achilléa, Barbaréa, cacáo, Centauréa, Coníum, Dioscoréa, Elodéa, gigantéus, Heracléum, hyperboréus, Jacéa, Jurinéa, Onocléa, Pharnacéum, planitiéi (средний род единственного числа от planíties — *равнина, плоскость*), sardóus, scларéa, Thesíum.

- На третий слог от конца падает ударение в сложносоставных словах, оканчивающихся на элементы греческого происхождения: -bion, -calyx, -chyma, -cladus, -ferus, -genes, -graphus, -gynus, -lepis, -lobus, -stachis, -gamus, -merus, -philus, -phobus, -phorus, -phragmus, -phyton, -pterus, -sporus, -themus, -tomus, -trichus, -trix, -tropus, -typus, -xylon.

■ Следует иметь в виду, если к слову присоединяются энклитические частицы **-que** — *«и»*, **-ne** — *«ли»*, **-ve** — *«или»*, то ударение переносится на предпоследний слог, т.е. переходит на последний слог слова, к которому они присоединяются: rósa — rosá**que** (*роза — и роза*), cáulibus — caulibúsque, аблатив множественного числа (*со стеблями — и со стеблями*), fílius filiáque (*сын и дочь*).

Таким образом, для определения ударного слога необходимо знать количество (долготу) только предпоследнего слога.

В качестве справочного пособия для проверки правильности определения места ударения в слове можно использовать следующие книги, где родовые наименования и видовые эпитеты имеют проставленные ударения: *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд. М.; Л., 1954; 9-е изд. М.; Л., 1964; *Плавильщиков Н.Н.* Определитель насекомых (краткий определитель наиболее обычных насекомых европейской части Союза ССР). 3-е изд. М., 1957. В этих книгах применен метод, разработанный А. Фоссом (Voss, 1927), который группировал слова по сочетаниям гласной предпоследнего слога с согласной последнего. Эта таблица приведена в пособии: *Горностаева Г.Н., Забинкова Н.Н., Каден Н.Н.* Латинские названия животных и растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974.

Наименования таксонов грибов с указанием ударного слога приведены также в 5-томном труде М. Хеннинга (*Hennig M.* Handbuch für Pilzfreunde), опубликованном в период с 1958 по 1970 г.

## Некоторые важнейшие фонетические законы

### Регрессивная ассимиляция согласных

1. Переднеязычные ***d*** и ***t*** приставок в положении перед ***s, p, f*** полностью ассимилируются. Например, ad-sídens → **assídens** — *сидящий*; ad-símilans → **assímilans** — *ассмимилирующий*; ad-súrgens → **assúrgens** — *приподнимающийся, выпрямляющийся*; ád-sum → **ássum** — *присутствовать*; ad-planátus → **applanátus** — *уплощенный*; ad-pressórium → **appressórium** — *аппрессорий*; ad-fínitas → **affínitas** — *родство*; **affíxus** — *прикрепленный.*

2. Звонкий заднеязычный ***g*** и звонкий губной ***b*** перед глухими ***s*** и ***t*** оглушаются (сочетание ***c+s*** на письме обозначается буквой ***x***). Например, 1-е лицо перфекта глагола **rego** (*правлю*): **reg-si** → **rec-si** → **rexi**; супин **reg-tum** → **rectum**. 1-е лицо перфекта от глагола **scribo** (*я пишу*): **scrib-si** → **scripsi**; супин **scrib-tum** → **scriptum**.

3. Звонкий переднеязычный ***d*** перед ***c, g, p, f, t, r, l*** обычно полностью ассимилируется: **ad-cédo** → **ac-cédo** — *подступаю*; **ad-grádior** → **ag-grédior** — *нападаю*; **ad-fíxio** → **af-fíxio** — *прикрепление*; **ad-planátus** → **ap-planátus** — *уплощенный, сплющенный*; **ad-tenuátus** → **at-tenuátus** — *оттянутый*; **ad-réctus** → **ar-réctus** — *прямоторчащий*; **ad-látus** → **al-látus** — *принесенный.*

4. Интервокальное ***s*** в результате озвончения переходит в ***r***: глагол **esse** (быть) в имперфекте — **es-a-m** → **eram**, в будущем времени — **eso** → **ero**.

### Латинские приставки, используемые в словообразовании, и их значение

**a-**, **ab-**, **abs-** (отделение, отклонение, превышение, отрицание): abióticus — *абиотический*, abortívus — *недоразвитый*, abscíssus — *отделенный.*

**aequi-** (равно-): aequiáltus — *равновысокий*, aequicrássus — *равный по толщине*, aequidístans — *равноудаленный*, aequílobus — *равнолопастной*, aequilaterális — *равнобокий*, aequilóngus — *равный по длине*, aequimágnus — *равный по величине*, aequipétalus — *равнолепестный.*

**ante-** (впереди, пред-): antecédens — *предшествующий*, antepósitus — *расположенный впереди.*

**bi-** (би-, двойной, дву-): bícolor — *двуцветный*, bilabiátus — *двугубый*, bísporus — *двуспоровый*, binominális — *биноминальный*, bilaterális — *билатеральный*, biseriális — *двурядный*, bitunicátus — *битуникатный.*

**circum-** (вокруг, кругом, циркум-): circumcínctus — *окаймленный*, circumfléxus — *завитой*, circumpoláris — *циркумполярный.*

**co-**, **col-**, **con-**, **com-** (вместе, с, присоединение, заключение внутрь, сходство): coadnátus — *соединенный*, coaléscens — *сливающийся*, coálitus — *сросшийся*, cóhibens — *заключающий*, collápsus — *спавшийся*, colléctus — *собранный*, compléxus — *охватывающий*, compósitus — *сложный*, cóncolor — *одноцветный*, concréscens — *срастающийся*, cumulátus — *скученный.*

**contra-** (противо-, напротив): contrappósitus — *противолежащий*, contrárius — *противоположный*, contradictórius — *противоречивый.*

**de-** (отделение, устранение, движение вниз, недостаток, завершение действия): decalvátus — *облысевший*, decíduus — *опадающий*, decolórans — *обесцвеченный*, degenerátus — *дегенерированный*, demíssus — *опущенный вниз*, deféctus — *дефектный.*

**dis-** (разъединение, различие, распространение): discédens — *распадающийся*, discolórus — *разного цвета*, dispósitus — *расположенный*, disseminátio — *рассеяние*, disseminátus — *рассеянный*, dissolútus — *растворенный*, distínctus — *отличающийся.*

**e-**, **ex-** (отделение): ebúlis — *без луковицы*, ecaudátus — *бесхвостый*, elaborátus — *обработанный*, eliminátus — *элиминированный*, excéntricus — *эксцентричный*, excélsus — *высокий*, excéptus — *исключенный.*

**extra-** (вне-): extraaxilláris — *внепазушный*, extracelluláris — *внеклеточный*, extramatricális — *экстраматрикальный*, extraordinárius — *внеочередной*, *экстраординарный*, extraradicális — *внекорневой*, extraflorális — *внецветочный.*

**il-**, **im-**, **in-**, **ir-** (приставка со значением: в-, не-, без-, бес-): illegítimus — *незаконный*, immaturátus — *незрелый*, immúnis— *невосприимчивый*, impréssus — *вдавленный*, inapértus — *неоткрытый*, irreguláris — *неправильный*, insípidus — *безвкусный*, innócuus — *безвредный*, imménsus — *безграничный*, *беспредельный*, innumerábilis — *бесчисленный.*

**inaequiz-** (неравно-): inaequilaterális — *неравносторонний*, inaeqiválens — *неравноценный*, inaequiluminátus — *неравноячеистый.*

**infra-** (под-): infraaxilláris — *подпазушный*, infraapicális — *подверхушечный*, infrafoliáceus — *подлистный*, infrarámeus — *подветочный.*

**intec-**, **intra-** (интер-, меж-): interloculáris — *межгнездный*, intercelluláris — *межклеточный*, interglácialis — *межледниковый*, interlamelláris — *межпластиночный*, interfoliáceus — *межлистный*, intercaláris — *интеркалярный, вставочный*, intrastámineus — *межтычиночный.*

**multi-** (от multum, multa — много): multiflórus — *многоцветковый*, multísporus — *многоспоровый*, multifórmis — *многообразный*, multiseriális — *многорядный*, multizonátus — *с многочисленными концентрическими кругами.*

**ob-** (противодействие, противоставление): obclavátus — *обратнобулавовидный*, óblitus — *обмазанный*, óbsitus — *обсаженный*, óbtegens — *покрывающий*, obvolútus — *окутанный, обвитой.*

**oc-** (приставка *ob-* перед *c*) occlúsus — *замкнутый*, occúltans — *скрывающий*, occultátus — *скрытый*, occúpans — *занимающий, поражающий.*

**op-** (приставка *ob-* перед *p*): opplétus — *выполненный*, *заполненный*, oppositiflórus — *супротивноцветковый*, oppósitus — *супротивный.*

**pauc-, pauci-** (от páucus — *малый*, *небольшой*): pauciflórus — *малоцветковый*, paucísporus — *малоспоровый*, pauciradiátus — *немноголучистый.*

**per-** (усиление, завершение, действие, направленное через (сквозь) что-либо, почему-либо): perceptíbilis — *заметный*, percúrrens — *пронизывающий*, perdúrus — *длительный*, perféctus — *совершенный.*

**pluri**- (много-): pluriloculáris — *многогнездный*, plurigranulátus — *многозернистый*, pluricelluláris — *многоклеточный.*

**prae**- (нахождение впереди, упреждение, преждевременность, высокая или высшая степень): praeáltus — *превысокий*, praecédens — *предыдущий*, praécox — *ранний*, praemontánus — *предгорный*, praeoccupátus — *занятый*, praeprímis — *прежде всего, особенно.*

**quadri**- (четырех-): quadrifárius — *четырехрядный*, quadrilobátus — *четырехлопастной*, quadripétalus — *четырехлепестный*, quadriseriális — *четырехрядный.*

**quin-, quinque**- (пяти-): quinátus — *пятерной*, quinquanguláris — *пятиугольный*, quinqueflórus — *пятицветковый*, quinqueválvis — *пятистворчатый.*

**re**- (обратное действие, возобновление, повторность, противодействие): recessívus — *рецессивный*, reclinátus — *отклоненный вниз или назад*, recógnitus — *признанный*, recompósitus — *удвоенно сложный*, redivívus — *оживающий*, regérminans — *вновь прорастающий.*

**semi**- (полу-, пол-): semicirculáris — *полукруглый*, semidesértum — *полупустыня*, semiglobósus — *полушаровидный*, semiimmérsus — *полупогруженный.*

**semper**- (всегда, постоянно): semperflórens — *постоянно цветущий*, sempérvirens, sempervívus — *вечнозеленый.*

**sub**- (нахождение внутри или под, скрытность, немного, несколько): subalpínus — *субальпийский*, subcorticális — *развивающийся под корой*, subhymeniális — *субгимениальный*, subimmérsus — *почти погруженный*, subnúllus — *почти отсутствующий*, subzonátus — *с неясными зонами.*

**super-, supra**- (превышение, излишек; на-, над, пере-, пре-, через-): súperans — *превышающий*, superficiális — *поверхностный*, supérfluus — *излишний*, superimpósitus — *налегающий*, supérnatans — *плавающий на поверхности.*

**supra**- (сверху, на поверхности): supracompósitus — *сверхсложный*, suprafoliáceus — *надлистный*, supraterráneus — *на(д)земный.*

**sus**- (приставка *sub*- перед, *p*, *t*): suspéctus — *подозрительный*, suspénsor — *подвесок, суспензор*, suspénsus — *подвешенный*, susténtans — *поддерживающий.*

**trans**- (за-, через, пере-, пре-, насквозь): transformátus — *превращенный, трансформированный*, transitívus — *переходный*, translúcens — *просвечивающий*, transpirátio — *транспирация*, transseptátus — *поперечно-перегородчатый*, transvérsus — *поперечный*, transbaicalénsis — *забайкальский*, transcáspicus — *закаспийский*, transcaucásicus — *закавказский.*

**tri**- (от tres *три*): trícolor — *трехцветный*, tríduus — *трехдневный*, trífidus — *трехраздельный*, trilobátus — *трехлопастной.*

**ubi**- (*где?*): ubicúmque — *повсюду, где бы то ни было*, ubíque — *повсюду*, ubiquísta — *убиквист.*

**uni**- (от *unus один*): unicelluláris — *одноклеточный*, unícolor — *одноцветный*, unilaterális — *односторонний*, uniseriális — *однорядный.*

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие (*В.А. Садовничий*) ........ 5
Предисловие авторов ........ 6
Введение (*Ю.Т. Дьяков*) ........ 8

**ВОДОРОСЛИ**

Общая характеристика (*К.Л. Тарасов*) ........ 20
Систематика водорослей ........ 40
Отдел синезеленые водоросли (Cyanophyta) (*А.Н. Камнев*) ........ 40
Отдел красные водоросли (Rhodophyta) (*Г.А. Белякова*) ........ 64
Отдел зеленые водоросли (Chlorophyta) (*К.Л. Тарасов*) ........ 82
Подотдел *Chlorophytina* ........ 87
Класс празинофициевые, или празинофиты (Prasinophyceae) ........ 88
Класс собственно зеленые водоросли (Chlorophyceae) ........ 89
Класс требуксиевые (Trebouxiophyceae) ........ 114
Класс ульвовые (Ulvophyceae) ........ 120
Подотдел *Charophytina* ........ 133
Класс трентеполиевые (Trentepohliophyceae) ........ 133
Класс клебсормидиевые (Klebsormidiophyceae) ........ 134
Класс конъюгаты, или сцеплянки (Zygnematophyceae, Conjugatophyceae) ........ 137
Класс харовые (Charophyceae) ........ 147
Отдел охрофиты (Ochrophyta) (*Г.А. Белякова*) ........ 152
Класс золотистые водоросли (Chrysophyceae) ........ 153
Класс синуровые (Synurophyceae) ........ 158
Класс феотамниевые (Phaeothamniophyceae) ........ 159
Класс диктиоховые, или силикофлагелляты (Dictyochophyceae, Silicoflagellata) ........ 160
Класс диатомовые, или бацилляриевые, водоросли (Diatomophyceae, Bacillariophyceae) ........ 162
Класс трибофициевые, или желтозеленые, водоросли (Tribophyceae, Xanthophyceae) ........ 177
Класс бурые, или фукусовые, водоросли (Phaeophyceae, Fucophyceae) ........ 185
Отдел гаптофиты, или примнезиофиты (Haptophyta, Prymnesiophyta) (*Г.А. Белякова*) ........ 205
Класс павловофициевые (Pavlovophyceae) ........ 209

Класс примнезиофициевые (Prymnesiophyceae) ........ 209
Отдел динофиты (Dinophyta) (*Г.А. Белякова*) ........ 210
Класс динофициевые (Dinophyceae) ........ 212
Класс ноктилюковые (Noctiluciphyceae) ........ 215
Отдел криптофиты (Cryptophyta) (*Г.А. Белякова*) ........ 216
Отдел эвгленовые (Euglenophyta) (*Г.А. Белякова*) ........ 220
Класс эвгленовые (Euglenophyceae) ........ 223
Образ жизни и распространение водорослей (*А.Н. Камнев*) ........ 224
Значение водорослей в природе и жизни человека (*А.Н. Камнев*) ........ 255

## ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Общая характеристика (*Ю.Т. Дьяков*) ........ 259
Образ жизни и распространение грибов и грибоподобных организмов (*Л.Л. Великанов*) ........ 278
Значение грибов в практической деятельности человека (*Л.Л. Великанов*) ........ 291
Систематика грибов (*Л.В. Гарибова*) ........ 296

***Грибоподобные организмы (Stramenopila)*** (*Л.В. Гарибова*)

Отдел лабиринтуломикота, или сетчатые слизевики (Labyrinthulomycota) ........ 296
Класс лабиринтуловые (Labyrinthulomycetes) ........ 297
Класс траустохитридиомицеты (Thraustochytridiomycetes) ........ 298
Отдел гифохитридиомикота (Hyphochytridiomycota) ........ 299
Отдел оомикота (Oomycota) ........ 300

***Настоящие грибы (Fungi, Mycota, Mycetalia)*** (*Л.В. Гарибова*)

Отдел хитридиомикота (Chytridiomycota) ........ 314
Отдел зигомикота (Zygomycota) ........ 323
Класс зигомицеты (Zygomycetes) ........ 324
Класс трихомицеты (Trichomycetes) ........ 332
Надотдел дикариомицеты (Dikaryomycotera) (*И.И. Сидорова*) ........ 335
Отдел аскомицеты, или сумчатые грибы (Ascomycota) ........ 337
Подотдел тафриномицеты, или архиаскомицеты (Taphrinomycotina, или Archiascomycotina) ........ 344
Класс тафриномицеты (Taphrinomycetes) ........ 345
Подотдел сахаромицеты, или гемиаскомицеты (Saccharomycotina, Hemiascomycotina) ........ 346
Подотдел эуаскомицеты, или пезизомицеты (Euascomycotina, Pezizomycotina) ........ 352
Класс эвроциомицеты, или плектомицеты (Eurotiomycetes, Plectomycetes) ........ 358
Класс сордариомицеты (Sordariomycetes) ........ 362
Класс леоциомицеты (Leotiomycetes) ........ 376
Класс пезизомицеты (Pezizomycetes) ........ 380
Класс эризифомицеты (Erysiphomycetes) ........ 386
Класс локулоаскомицеты (Loculoascomycetes) ........ 388
Класс лябульбениомицеты (Laboulbeniomycetes) ........ 393
Происхождение аскомицетов ........ 394
Отдел базидиомицеты, или базидиальные грибы (Basidiomycota) ........ 396
Класс урединиомицеты, или телиомицеты (Urediniomycetes, или Teliomycetes) ... 406
Класс устилагиномицеты (Ustilaginomycetes, или Ustomycetes в системе Г. Крайзеля) ........ 419

Класс базидиомицеты (Basidiomycetes) ........ 428
Подкласс гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae) ........ 429
Подкласс тремелломицеты (Tremellomycetidae) ........ 432
Подкласс гомобазидиомицеты (Homobasidiomycetidae) ........ 435
Отдел дейтеромицеты, или анаморфные грибы (Deuteromycota) ........ 482
Класс гифомицеты (Hyphomycetes) ........ 490
Класс целомицеты (Coelomycetes) ........ 492

*Лишайники (лихенизированные грибы) (Т.Ю. Толпышева)* ........ 495

Общая характеристика лишайников ........ 495
Значение лишайников ........ 515
Систематика лишайников ........ 517
Отдел Ascomycota. Лихенизированные аскомицеты ........ 517
Подотдел Pezizomycotina ........ 517
Класс Arthoniomycetes ........ 517
Класс Lecanoromycetes ........ 518
Отдел Basidiomycota. Лихенизированные базидиомицеты ........ 527

***Миксомицеты, или слизевики*** *(Л.В. Гарибова)* ........ 529

Отдел миксомикота (Myxomycota) ........ 530
Класс миксомицеты, или миксогастровые (Myxomycetes, Myxogasteromycetes) ........ 530
Отдел плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycota) ........ 532
Отдел диктиостелиевые (Dictyosteliomycota) ........ 535
Отдел акразиевые (Acrasiomycota) ........ 536

**ПРИЛОЖЕНИЯ** *(В.П. Прохоров)*

1. Научные наименования организмов и Международный кодекс ботанической номенклатуры ........ 538
2. Основы ботанической латыни ........ 545

*Учебное издание*

**Ботаника**

КУРС АЛЬГОЛОГИИ И МИКОЛОГИИ

Зав. редакцией *Г.С. Савельева*
Редактор *Г.Г. Есакова*
Художники *В.А. Чернецов, Н.С. Шувалова*
Художественный редактор *Ю.М. Добрянская*
Технический редактор *З.С. Кондрашова*
Корректоры *А.Я. Марьясис, Н.И. Коновалова*
Верстка *Ю.В. Одинцовой*

Художественное оформление выполнено
Издательством Московского университета
и издательством «Проспект»
по заказу Московского университета

Подписано в печать 12.03.2007 г. Формат 70×100 $^1/_{16}$.
Бумага офс. № 1. Офсетная печать. Усл. печ. л. 45,5.
Уч.-изд. л. 39,55. Тираж 3000 экз.
Заказ № 25129. Изд. № 8110.

Ордена «Знак Почета»
Издательство Московского университета.
125009, Москва, ул. Б. Никитская, 5/7.
*Тел.*: 629-50-91. *Факс*: 203-66-71.
939-33-23 (отдел реализации).
*E-mail*: kd_mgu@rambler.ru

В Издательстве МГУ
работает служба «КНИГА — ПОЧТОЙ».
*Тел.*: 629-75-41

Отпечатано в ОАО
«Саратовский полиграфкомбинат»
410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 59.
www.sarpk.ru

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК





ISBN 978-5-211-05336-6